

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт физиологии им. И.П. Павлова
Российской академии наук

На правах рукописи

Шаманцева Наталия Дмитриевна

СЕНСОМОТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЗЫ ЧЕЛОВЕКА ПРИ
НЕИНВАЗИВНОЙ СТИМУЛЯЦИИ СПИННОГО МОЗГА

1.5.5 – Физиология человека и животных

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д. б. н. Мошонкина Татьяна Ромульевна

Санкт-Петербург

2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
<i>1.1 Механизмы регуляции вертикальной устойчивости.....</i>	13
<i>1.2 Механизм постурально-респираторной синергии.....</i>	18
<i>1.3 Биомеханические модели постурального контроля</i>	21
<i>1.4 Электрическая стимуляция спинного мозга</i>	24
<i>1.4.1 Механизмы и эффекты эпидуральной стимуляции спинного мозга</i>	24
<i>1.4.2 Механизмы чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧССМ)</i>	27
<i>1.4.3 ЧССМ в исследованиях, связанных с контролем позы.....</i>	32
<i>1.4.4 ЧССМ в исследованиях, связанных с регуляцией внешнего дыхания</i>	36
<i>1.5 Значимость контроля сенсорно-когнитивного стиля в исследованиях постурального контроля</i>	37
ГЛАВА 2. СТАБИЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	42
<i>2.1 Материалы и методы</i>	43
<i>2.2 Результаты и обсуждение</i>	53
<i>2.2.1 Моторный порог</i>	53
<i>2.2.2 Модуляция спинальных сетей на уровне L1-L2 поясничных позвонков.....</i>	54
<i>2.2.3 Модуляция спинальных сетей на уровне T11-T12 грудных позвонков</i>	58
<i>2.2.4 Выбор аффективных дестабилизирующих звуковых сигналов.....</i>	62
<i>2.2.5 Модуляция активности спинальных сетей при дестабилизации позы звуковыми сигналами</i>	65
ГЛАВА 3. БИОМЕХАНИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ЧССМ НА ВЕРТИКАЛЬНУЮ ПОЗУ И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ	74

<i>3.1. Материалы и методы</i>	75
<i>3.2 Результаты и обсуждение</i>	82
<i> 3.2.1 Оптоэлектронная плецизмография: метод неинвазивной оценки параметров дыхания.....</i>	82
<i> 3.2.2 Параметры постурального контроля при модуляции спинальных сетей методом ЧССМ.....</i>	85
<i> 3.2.3 Параметры дыхательного цикла и постурально-респираторной синхронизации при модуляции спинальных сетей методом ЧССМ</i>	99
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	102
ВЫВОДЫ	108
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	110

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Постуральная устойчивость и локомоция представляют собой взаимосвязанные, но функционально различные задачи: без устойчивой вертикальной позы невозможна эффективная локомоция (Bernshtein, 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 полнезависимых, 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 являлось 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 апробировать 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 воспроизводимым 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 нисходящих 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.

Список статей по теме диссертации в журналах, рекомендованных ВАК

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. Aksnov 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

Апробация работы

Основные положения и результаты диссертации были представлены на 11 российских конференциях с международным участием: IX Российская 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.

Личный вклад диссертанта

Материалы, вошедшие в данную работу, обсуждались и публиковались автором совместно с научным руководителем. Все результаты, представленные на защиту, получены лично диссидентом 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.

Финансовая поддержка работы: часть работы была профинансирована грантом РНФ №23–25-00226 в 2023 и 2024 годах и государственным финансированием в рамках темы 63.3. Механизмы кодирования сенсорной информации, распознавания сенсорных образов, принятия решений и сенсомоторного контроля двигательной активности, № 1021062411653-4-3.1.8 и темы 63.4. Интегративные механизмы регуляции двигательных и висцеральных функций при нейромодуляции спинного мозга, № 1021062411782-5-3.1.8.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Механизмы регуляции вертикальной устойчивости

В начале XX века в опытах на модели децеребрированных и спинализированных кошек Ch.S. Sherrington сформулировал представление о рефлекторной дуге как основной единице двигательного контроля (Sherrington, 1906). Он рассматривал позу как результат взаимодействия спинальных рефлексов, возникающих в ответ на сенсорные стимулы (Sherrington, 1910). Поза в этом контексте воспринималась как пассивный фон для движения, а не как активный компонент. Эта идея была дополнена Н.А. Бернштейном, который, в рамках своей теории построения движений, выдвинул концепцию избыточных степеней свободы и необходимости их функциональной организации с помощью "мышечных синергий" (Бернштейн, 1947; Bernshteyn, 1967).

Особое значение для координации мышечных синергий имеют стволовые структуры. Продолговатый мозг, мост и средний мозг обеспечивают взаимодействие различных групп мышц через установочные рефлексы (Magnus, 1924; Магнус и др., 1962). Вестибулярные ядра интегрируют сигналы от вестибулярного аппарата, проприорецепции и сенсорных систем; латеральное ядро (ядро Дейтерса) через латеральный вестибулоспинальный тракт поддерживает антигравитационную активность разгибателей, а медиальное ядро формирует медиальный вестибулоспинальный тракт, стабилизирующий положение головы и шеи (Wilson, Peterson, 2011; McCall, 2017). Ретикулярная формация через ретикулоспинальные пути задаёт общий уровень мышечного тонуса, координирует многосуставные постуральные ответы и обеспечивает их модуляцию за счёт взаимодействия с вестибулярными влияниями (Шик, 1976; Jordan, 1986; Takakusaki, 2017). Средний мозг, включая мезенцефалическую локомоторную область, участвует в контроле спинального автоматизма шагания, связывая постуральные механизмы с локомоторной функцией (Shik, 1969; Mori, 1983, 1987; Мусиенко, 2014).

С 1970-х годов советские нейрофизиологи В.С. Гурфинкель, Л.М. Шик, Г.Н. Орловский и Ю.С. Левик внесли существенный вклад в развитие представлений о постуральном контроле (Gelfand, 1968; Gurfinkel, Shik, 1974; Гурфинкель, Левик, 1991). Они продемонстрировали, что поза и локомоция – это взаимосвязанные функции, реализуемые посредством центральных постуральных программ, локализованных как на уровне спинного мозга, так и в структурах ствола и мозжечка, и систем, интегрирующих сенсорную информацию от вестибулярной, зрительной и проприоцептивной.

В свою очередь, мозжечок является ключевым звеном в предиктивных механизмах постурального контроля, формируя внутренние модели при освоении новых постуральных задач (Ioffe et al., 2007). Этот феномен получил название позной преднастройки (anticipatory postural adjustments) (Kazennikov et al., 2008) и связан со способностью мозжечка моделировать временной аспект движения (Marchese et al., 2020). Функциональные исследования показали, что мозжечок взаимодействует с лобно-теменной сетью пространственного ориентирования и с базальными ганглиями, формируя пространственно-временную модель будущих событий (O'Reilly et al., 2008; Marchese et al., 2020).

Нейрофизиологическое моделирование постурального контроля человека показало, что стабилизация позы может достигаться за счёт спинальных механизмов и проприоцептивной обратной связи, без вовлечения супраспинального контроля (Elias et al., 2014). Однако прямых физиологических исследований, разделяющих спинальный и супраспинальный вклад, не было проведено (Deliagina et al., 2008; Elias et al., 2014). Предполагается, что у человека автоматическое поддержание позы преимущественно реализуется подкорковыми и спинальными структурами, но в ситуациях произвольной коррекции или сложной сенсорной конфигурации появляется доминирующая роль супраспинальных центров (Deliagina et al., 2008, 2014). Для того чтобы согласовать произвольное движение с текущим положением тела и адаптироваться к изменяющимся сенсорным условиям, необходим внутренний

ориентир. Таким ориентиром служит система внутреннего представления тела, или «схема тела», которая формируется как результат совместной работы целого ряда корковых областей и не может быть сведена к изолированному контролю какой-либо одной зоны (Гурфинкель и Левик, 1991; Левик, 2012). В её формировании участвуют теменно-височные области, обеспечивающие мультисенсорную интеграцию, экстрапириарные зоны, ответственные за визуальные аспекты восприятия тела, и инсуллярная кора, связанная с осознанием принадлежности тела и обработкой интероцептивной информации. Дополнительный вклад в перестройку схемы тела вносят соматосенсорные зоны, задняя теменная кора и вентральная премоторная кора, позволяющие калибровать сенсомоторные координаты и согласовывать их с текущей позой и планируемым действием (Левик, 2012).

Современные представления рассматривают постуральный контроль как многоуровневую систему, в которой интегрируются спинальные и супраспинальные механизмы (Deliagina et al., 2008, 2014; Dijkstra et al., 2020). В рамках этой концепции выделяют две основные функциональные задачи: поддержание позы при непрерывных внутренних дестабилизирующих событиях (дыхательные движения, перераспределение жидкостей в организме и др.) и обеспечение равновесия при внешних дестабилизирующих воздействиях (толчки туловища, неустойчивая опора и др.) (Gurfinkel et al., 1995; Ivanenko, Gurfinkel, 2018). Поддержание позы, связанное с компенсацией медленных постуральных смещений, осуществляется преимущественно за счёт тонической активности мышц, стабилизирующих тело в пространстве, тогда как поддержание равновесия при быстрых возмущениях обеспечивается физической активностью мышц (Ivanenko, Gurfinkel, 2018). Равновесие обеспечивается взаимодействием локальных спинальных сетей, реализующих быстрые рефлекторные и автоматические реакции, и супраспинальных структур, таких как мозжечок, базальные ганглии, мозговой ствол и кора, которые формируют внутренние модели тела, прогнозируют последствия движений и адаптируют

постуральные реакции в зависимости от задач и сенсорного контекста (Deliagina et al., 2008; Takakusaki et al., 2017).

Влияния супраспинального уровня критически модулируют активность спинальных постуральных сетей, что подтверждено в ряде работ, выполненных на животных моделях (Deliagina et al., 2008, 2014; Zelenin et al., 2013). У четвероногих постуральные коррекции в значительной мере зависят от соматосенсорной афферентации от конечностей. При этом спинальные сети функционируют как рефлекторные дуги, эффективность которых определяется тоническим и фазическим воздействием супраспинальных структур – ретикулоспинальных, вестибулоспинальных, кортикоспинальных и руброспинальных трактов (Deliagina et al., 2008, 2014). В экспериментах на децеребрированных кроликах показано, что при отсутствии супраспинального тонуса выраженность и фаза постуральных рефлексов резко изменяются или полностью исчезают, а значительная часть спинальных нейронов функционирует в режиме сегментарной координации, различаясь по распределению в сером веществе спинного мозга (Zelenin et al., 2013, 2019). Особую роль играют сегменты спинного мозга T12–L2, которые обеспечивают передачу исходящих управляющих сигналов от супраспинальных центров к поясничным сетям, координируя их работу и активируя экстензорный тонус (Deliagina et al., 2008; Zelenin et al., 2019).

Об исследованиях супраспинального контроля постуральных рефлексов у человека можно говорить лишь на основании косвенных или интегративных методов – функциональной нейровизуализации, электрофизиологии (Н-рефлекс), а также поведенческих наблюдений при патологии (различные формы спинальных повреждений и супраспинальной дисфункции) (Dijkstra et al., 2020). Клинико-неврологические наблюдения (при спинальном шоке, спастичности после травмы спинного мозга) свидетельствуют о наличии локальных паттернов реализации рефлексов, которые могут зависеть от уровня и степени поражения сегментов, однако нормальные физиологические механизмы у человека изучены

слабо (Adams, Hicks, 2005; Zelenin et al., 2019; Ziu et al., 2025). Структурные и функциональные исследования мозговых коррелятов позы у человека преимущественно фиксируют активизацию супраспинальных центров (мозжечок, ствол мозга, кора) (Jacobs, Horak, 2007; Dijkstra et al., 2020), однако роль сегментарных постуральных сетей и их взаимодействие с супраспинальными структурами остаются неясными.

На сегодняшний день в исследованиях позы основным электрофизиологическим инструментом является Н-рефлекс, который вызывается при стимуляции периферических нервов и отражает возбудимость моносинаптической дуги Ia-афферентов (Morita et al., 1998; Chen, Zhou, 2011). Динамика Н-рефлекса с m.soleus демонстрирует пластичность спинального и супраспинального контроля: его амплитуда снижается при увеличении колебаний тела и стойке на нестабильной поверхности за счёт пресинаптического торможения, а также уменьшается после тренировок равновесия, что приводит к улучшению постуральной устойчивости (Chen, Zhou, 2011). Данные исследований в условиях сухой иммерсии показали, что устранение опорной аfferентации сопровождается гиперрефлексией: снижаются пороги и увеличивается амплитуда Н-рефлекса m. soleus, что отражает повышенную возбудимость спинальных моносинаптических дуг и изменение порядка рекрутования моторных единиц, что связано с нарушением сегментарных механизмов и ухудшением постурального контроля (Zakirova et al., 2015; Tomilovskaya et al., 2019).

Однако Н-рефлекс, вызываемый стимуляцией периферических нервов, не отражает активность спинальных сетей и вовлеченность супраспинальных уровней. В этой связи особый интерес представляет использование неинвазивных методов активации спинальных структур, таких как чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга, которые дают возможность селективно активировать нейронные сети спинного мозга. Проведение такой стимуляции с интенсивностями, не вызывающими прямую мышечную

активацию, позволит уточнить вклад спинальных механизмов в регуляцию постурального контроля.

1.2 Механизм постурально-респираторной синергии

Важно отметить, что сегментарные сети спинного мозга обеспечивают не только постуральные, но и дыхательные функции. На разных уровнях спинного мозга локализованы дыхательные интернейронные сети, которые функционально связаны с мотонейронными пулами диафрагмы, межреберных, шейных и абдоминальных мышц (Рис. 1.1). Эти мышцы играют двойную роль – обеспечивают вентиляцию и одновременно участвуют в стабилизации туловища и регуляции внутрибрюшного давления (Hodges, Gandevia, 2000; Hodges et al., 2005). Таким образом, дыхательные интернейроны через свои связи с проприоспинальными и сегментарными сетями оказывают прямое влияние на постуральный контроль (Sunshine et al., 2020). Более того, постурально-респираторная синергия позволяет согласовывать дыхательные движения с колебаниями центра масс и локомоторной активностью (Gal et al., 2014; Gal et al., 2016). Поэтому при исследовании спинальных механизмов регуляции позы целесообразно учитывать факторы дыхательного цикла и дыхательных движений.

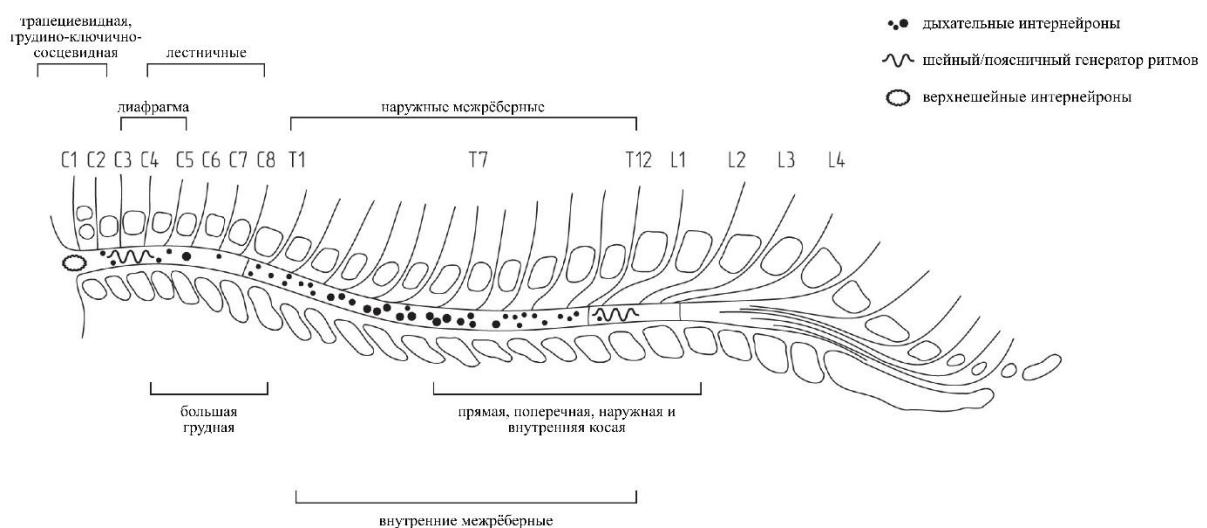


Рисунок 1.1. Схема спинальных дыхательных нейронных путей. Локализация моторных нервов, иннервирующих экспираторные (вверху) и инспираторные (внизу) мышцы (Sunshine, 2020).

Феномен постурально-респираторной синергии был впервые показан у здоровых испытуемых В.С. Гурфинкелем в 1960-х годах. В работе В.С. Гурфинкеля и коллег (Гурфинкель и др., 1966) было показано, что при вертикальной стойке дыхательные колебания туловища создают возмущения равновесия, однако эти возмущения активно компенсируются за счёт согласованных движений тазобедренных суставов и туловища. Такая координация обеспечивает минимизацию смещения центра давления и стабилизацию вертикальной позы. Авторы интерпретировали данный механизм как проявление межсуставного взаимодействия, реализуемого центральной нервной системой посредством согласованной активации постуральных и дыхательных мышц.

Дальнейшие исследования выявили общие нейронные механизмы, координирующие дыхание и движения. В частности, в работе (Gandevia et al., 2002) была продемонстрирована опережающая активность диафрагмы до начала произвольных движений конечностей, особенно при быстром подъеме руки. Электромиографическая активность диафрагмы в этих условиях начиналась за 20 мс до активации мышц руки, независимо от фазы дыхания. Эти данные подтверждают существование механизмов упреждающей активации диафрагмы для стабилизации туловища при активных движениях. Диафрагма демонстрировала как физическую, так и тоническую активность, сочетая дыхательные и постуральные импульсы для одновременного обеспечения вентиляции и постуральной устойчивости.

Количественную оценку этого механизма предложили B.D. Manor и соавторы (Manor et al., 2012), введя показатель постурально-респираторной синхронизации, отражающий степень фазовой синхронизации между дыхательными колебаниями и колебаниями центра давления в сагиттальной плоскости. Результаты их исследования показали, что у пожилых людей и пациентов после инсульта этот показатель достоверно выше, чем у здоровых молодых людей, особенно при закрытых глазах (Рис. 1.2). Таким образом,

высокая степень синхронизации рассматривается как признак нарушения компенсаторной активности постуральной системы. Это позволяет рассматривать синхронизацию между дыханием и постуральными колебаниями как потенциальный диагностический критерий эффективности компенсаторных механизмов постурального контроля.

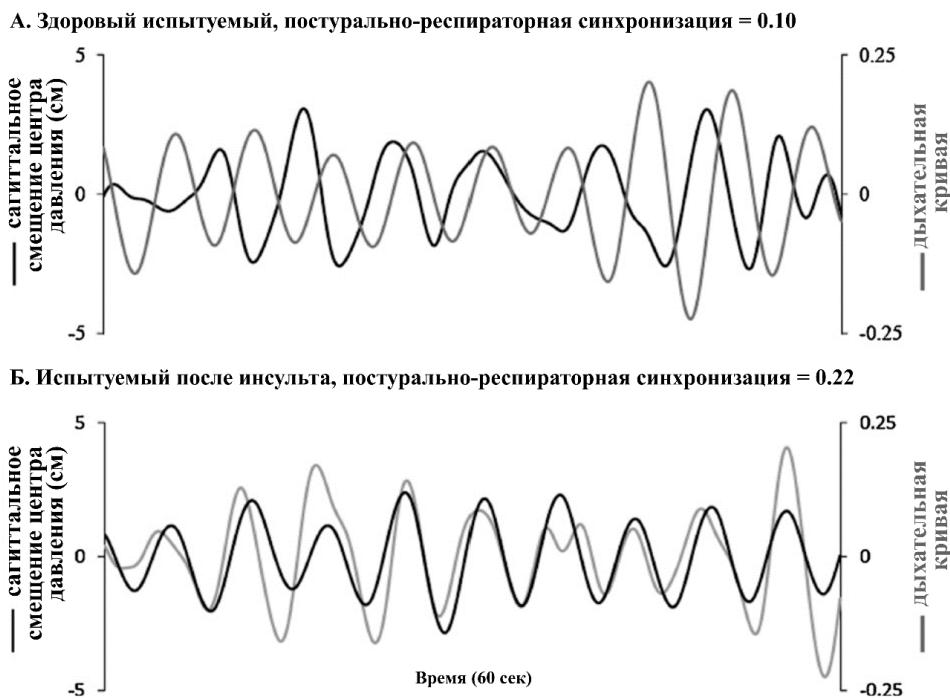


Рисунок 1.2. Связь между дыхательной кривой и смещением центра давления в сагиттальной плоскости в положении стоя с закрытыми глазами (Manor et al., 2012).

Однако классический метод спирометрии не подходит для подобных исследований, поскольку использование маски или необходимость фиксированного положения у прибора влияет на позу. Для понимания того, каким образом реализуется механизм постурально-дыхательной синергии необходимо исследовать постуральный контроль с одновременной регистрацией движений сегментов тела и бесконтактной регистрацией внешнего дыхания. Такой биомеханический подход позволяет описать позу как результат взаимодействия сил гравитации и реакций опоры, что, в свою очередь, лежит в основе формирования различных постуральных стратегий, рассматриваемых в следующем разделе.

1.3 Биомеханические модели постурального контроля

Развитие представлений о постуральных стратегиях тесно связано с достижениями в области биомеханического моделирования тела человека. Уже в работах 70-90 годов (Гурфинкель, 1974; Horak, Nashner, 1986; Winter, 1995) подчёркивалась необходимость учета не только нейрофизиологических механизмов, но и физических параметров тела, таких как масса сегментов, моменты инерции, центр давления (ЦД) и центр масс (ЦМ). Биомеханика позы рассматривает человеческое тело как систему рычагов и маятников, взаимодействующих с гравитацией и опорной поверхностью, что задаёт физические ограничения и возможности для реализации различных постуральных стратегий.

Согласно L.M. Nashner (Nashner, McCollum, 1985), выбор постуральной стратегии, будь то голеностопная, бедренная или стратегия шагания, обусловлен амплитудой и направлением смещения ЦМ относительно опоры, а также степенью возмущения. Так, при малых возмущениях (задача поддержания позы) в пределах биомеханически устойчивой опоры (широкое основание, медленное колебание ЦМ), активируется голеностопная стратегия, в которой стабилизация тела достигается за счёт вращения вокруг голеностопных суставов при минимальной активации проксимальных мышц (Рис. 1.3А). При более выраженных механических возмущениях (задача поддержания равновесия) или на узкой опоре, где амплитуда отклонения ЦМ превышает зону стабильной опоры, реализуется бедренная стратегия, за счёт вращения в тазобедренных суставах и активации мышц бёдер и туловища (Рис. 1.3Б).

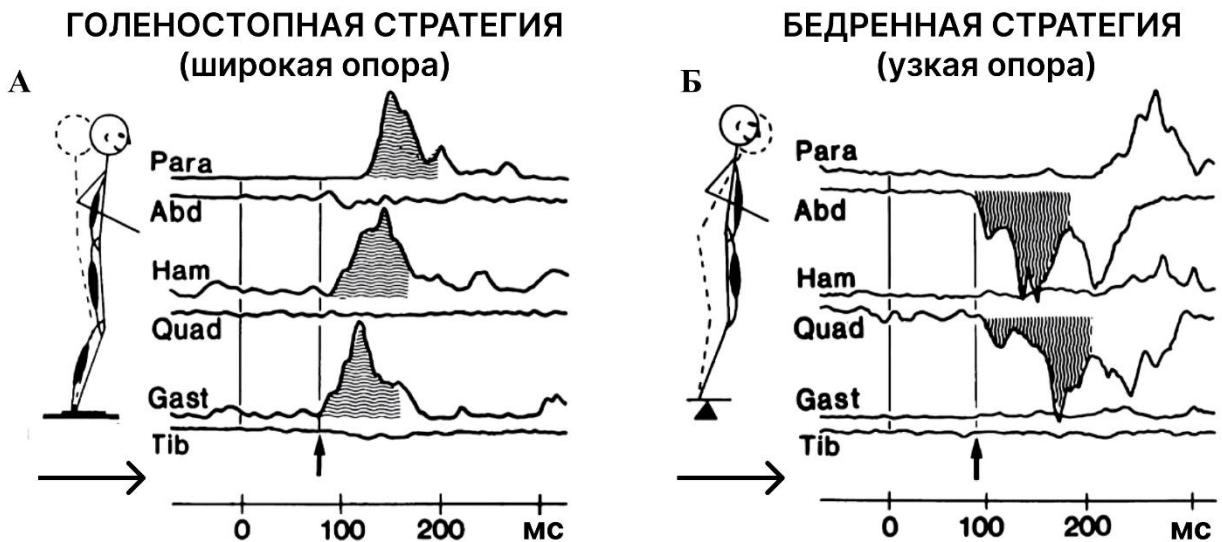


Рисунок 1.3. Постуральные стратегии и паттерны мышечных ответов при наклонах вперёд (верхние графики) и назад (нижние графики) (Horak, Nashner, 1986). А – положение на широкой опоре, используется голеностопная стратегия; Б – положение на узкой опоре, используется бедренная стратегия. ЭМГ шести мышц представлена в антагонистических парах: сигналы от дорсальных мышц направлены вверх, от вентральных – вниз. Заштрихован интервал первых 100 мс ЭМГ-ответа. Стрелки указывают латентность первого ЭМГ-ответа. Para, lumbar paraspinal muscles; Abd, rectus abdominis; Ham, hamstrings; Quad, rectus femoris; Gast, medial gastrocnemius; Tib, tibialis anterior.

Современные методы определения постуральной стратегии основаны на мультидисциплинарном подходе, сочетающем кинематику, стабилометрию и электрофизиологию (Paillard, Noé, 2015). Одним из наиболее распространённых инструментов является анализ перемещений проекции ЦД на плоскость опоры, регистрируемых методом стабилометрии. Динамика колебаний ЦД в координатах X и Y плоскости опоры отражает перемещение ЦД во фронтальной и сагиттальной плоскостях тела и позволяет выявить, какую стратегию использует испытуемый. Важным дополнением к этим данным является определение опорной ноги, поскольку именно она берёт на себя основную нагрузку в процессе стояния и движения. Исследования показали, что даже при симметричной стойке у правшей левая нога чаще несёт большую часть веса, а при поворотах корпуса перераспределение нагрузки происходит преимущественно в её сторону (Нотченко и др., 2015). В условиях

несимметричной стойки ведущая роль опорной ноги проявляется ещё отчётливее: она обеспечивает компенсацию и устойчивость при любых постуральных перестройках.

Также для определения стратегии постурального контроля применяется поверхностная электромиография (ЭМГ), с помощью которой оценивается временная последовательность мышечной активации: при голеностопной стратегии активация начинается с мышц голени, а при бедренной – с мышц бедра и туловища (Gatev et al., 1999). Кроме того, широко используется анализ кинематики с помощью оптических систем для изучения относительных движений сегментов тела (Günther et al., 2009). Таким образом, комплексная оценка с помощью этих методов позволяет не только различать стратегии, но и изучать адаптационные механизмы постуральной регуляции.

Для изучения адаптивности постурального контроля широко применяются сенсорные манипуляции – изменение визуальной информации (Błaszczyk, Klonowski, 2001), вибрация (Thompson et al., 2007), нестабильная опора (Ghulyan et al., 2005), а также акустические воздействия. Работы И.Г. Андреевой и О.П. Тимофеевой показали, что аффективные (эмоционально-значимые) звуковые стимулы могут вызывать выраженные постуральные ответы в отсутствии зрительной информации (Тимофеева и др., 2021). Более того, в условиях ожидания звукового сигнала, без его фактического предъявления, наблюдаются изменения в постуральной устойчивости, что указывает на существование прогностических механизмов сенсомоторной координации (Тимофеева и др., 2019).

Таким образом, биомеханические модели постурального контроля позволяют описать и оценить стратегии поддержания равновесия, выявляя закономерности их выбора в зависимости от внешних условий и сенсорных возмущений.

Для изучения вклада спинальных механизмов в регуляцию позы, необходим неинвазивный метод, способный селективно модулировать активность сетей спинного мозга.

1.4 Электрическая стимуляция спинного мозга

Спинной мозг (СМ) содержит нейронные сети, способные самостоятельно генерировать ритмический локомоторный паттерн, в то время как поддержание позы и её адаптация к условиям окружающей среды требуют участия супраспинальных структур (Macpherson et al., 1997; Deliagina et al., 2006). Базовые механизмы постурального контроля, а также интеграции позы и локомоции реализуются спинальными нейронными сетями, чья активность модулируется исходящими сигналами от стволовых центров (Deliagina et al., 2008). Для изучения этих механизмов разработаны инвазивные и неинвазивные методы модуляции активности спинальных структур, наиболее известным из которых является электрическая эпидуральная стимуляция спинного мозга.

1.4.1 Механизмы и эффекты эпидуральной стимуляции спинного мозга

Эпидуральная электрическая стимуляция СМ – это способ стимуляции спинного мозга, когда катод и анод расположены на твердой мозговой оболочке (*dura mater*) спинного мозга. Этот метод позволяет исследовать двигательные, вегетативные и сенсорные функции при поражении СМ. Исследования демонстрируют, что двигательный эффект достигается за счёт активации центральных локомоторных паттернов, и изменения функционального состояния спинальных сетей. В исследовании на децеребрированных кошках было показано, что соматосенсорная информация, поступающая от рецепторов задних конечностей, в комбинации с эпидуральной стимуляцией на уровне L5 сегмента СМ, может вызывать ритмичные шагательные движения с одновременным контролем равновесия (Musienko et al., 2012). Исследования на крысах и приматах показали, что эпидуральная стимуляция поясничного утолщения СМ в сочетании с фармакологической терапией или поведенческой

тренировкой может не только восстановить локомоцию, но и реорганизовать спинальные сети, делая возможной адаптацию к различным двигательным задачам (Courtine et al., 2009; Capogrosso et al., 2016).

Электрофизиологические исследования (Герасименко и др., 2002; Gerasimenko et al., 2006, 2008) и данные полученные в результате компьютерного моделирования (Rattay et al., 2000; Capogrosso et al., 2013) показали, что эпидуральная стимуляция активирует спинальные сети через возбуждение крупных миелинизированных афферентных волокон, преимущественно групп Ia/Ib и II, проходящих в дорсальных корешках и задних столбах СМ (Рис. 1.4).

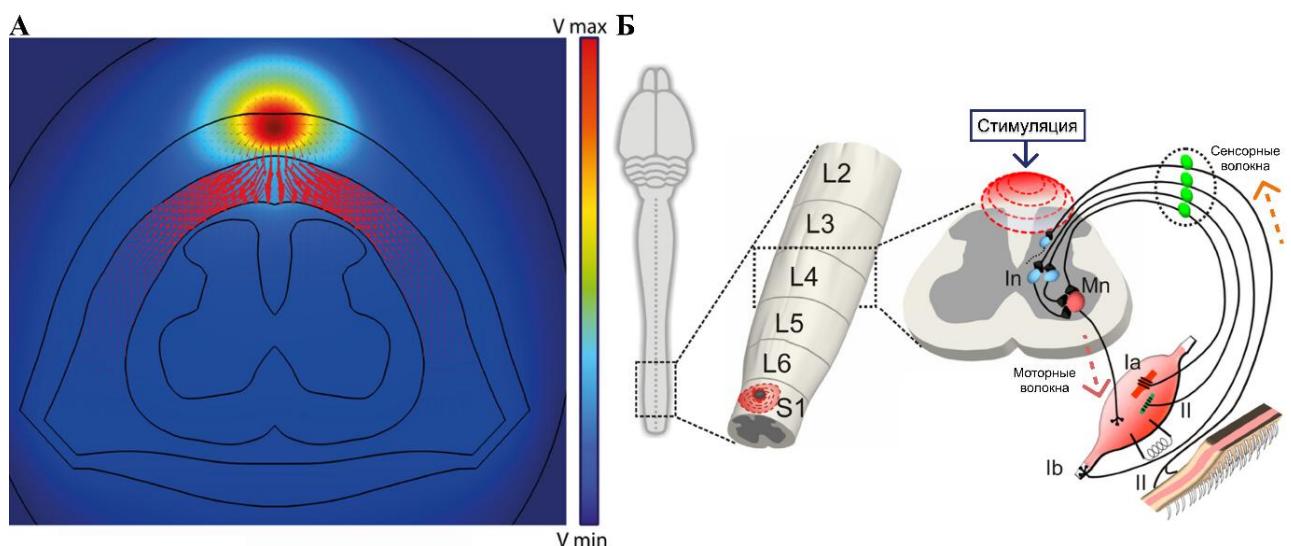


Рисунок 1.4. А – Распространение электрического поля при эпидуральной стимуляции спинного мозга крысы. Б – Активируемые структуры спинного мозга (Capogrosso et al., 2013), In – интернейроны, Mn - мотонейроны.

В ответ на стимуляцию на уровне L2 сегмента СМ у крыс возникают ранние, средние и поздние двигательные ответы (~ 3 мс, ~ 5 мс и >9 мс, соответственно), отражающие как прямую активацию мотонейронов (аналог М-волны), так и активацию моносинаптических (аналог Н-рефлекса) и полисинаптических рефлекторных дуг соответственно (Gerasimenko et al., 2006, 2008) (Рис. 1.5).

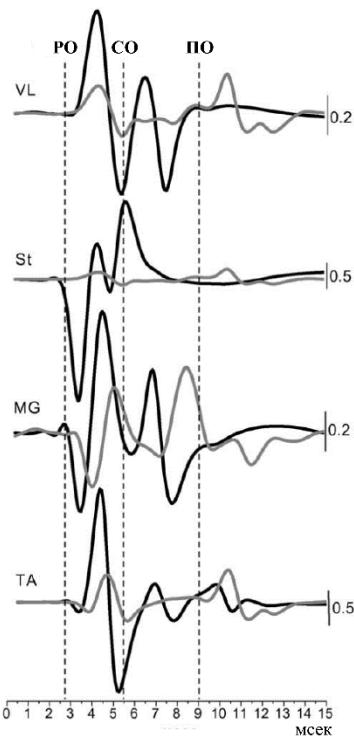


Рисунок 1.5. Средние вызванные потенциалы в ответ на эпидуральную стимуляцию S1 сегмента спинного мозга у крыс (Gerasimenko, 2006). Ранние ответы (PO), средние ответы (CO) и поздние ответы (ПО); Серая линия – интенсивность стимуляции 4В, чёрная – 6В. m. vastus lateralis (VL), m. semitendinosus (St), m. medial gastrocnemius (MG) и m. tibialis anterior (TA).

В электрофизиологических исследованиях на пациентах была изучена природа ранних и поздних двигательных ответов при эпидуральной стимуляции, вызывающей ритмическую ЭМГ-активность (Герасименко и др., 2002). Было показано, что в разгибательной мышце (m. soleus) ответы на первый и последний стимулы в пачке стимулов имели разные амплитуды, но одинаковые латентности, а в сгибательной мышце (m. tibialis anterior) ранний компонент ответа на последний стимул подавлялся и регистрировалась только поздняя активность. Полученные данные позволили высказать предположение, что формирование ритмической пачечной активности в сгибательных и разгибательных мышцах происходит по-разному, а оба компонента двигательных ответов являются моносинаптическими рефлексами. Если Н-рефлекс представляет собой двигательный ответ на активацию Ia афферентов при стимуляции m. tibialis, то прямой двигательный ответ на эпидуральную

стимуляцию является следствием антидромной активации Ia афферентов в дорсальных столбах СМ (Герасименко, 2000).

В клинических исследованиях на пациентах с травмой СМ (Harkema et al., 2011; Angeli et al., 2014, 2018) подбор параметров стимуляции проводился индивидуально, исходя из того, какие комбинации интенсивности, частоты и расположения активных электродов обеспечивали наилучшую активацию постуральных или локомоторных паттернов. Для поддержания вертикальной стойки (позы) оптимальной оказалась стимуляция с низкой частотой – около 15 Гц, которая преимущественно активировала тонические постуральные ответы и поддерживала непрерывное сокращение разгибателей ног. Для вызова ритмической шагательной активности применялись более высокие частоты – в диапазоне 25–40 Гц, которые активировали спинальные локомоторные сети и вызывали фазовое чередование активности сгибателей и разгибателей. В ряде конфигураций при переходе от низких к высоким частотам наблюдалось смещение от устойчивой постуральной активации к выраженной фазовой модуляции ЭМГ сигналов в мышцах ног (Harkema et al., 2011; Angeli et al., 2014, 2018).

1.4.2 Механизмы чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧССМ)

В рамках дальнейших исследований возникла необходимость в разработке неинвазивных подходов, обладающих аналогичной способностью активировать нейронные сети СМ.

При чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧССМ) катод (или катоды) располагают накожно, между остистыми отростками позвоночника, над стимулируемым сегментом спинного мозга, а пару анодов – на передней поверхности тела, в области пупка или над гребнями подвздошных костей. При таком монтаже электродов линии тока пронизывают спинной мозг, а максимальная плотность тока создается под катодом. Важно учитывать феномен топографического несоответствия спинальных сегментов и одноимённых позвонков: в силу того, что спинной мозг короче позвоночного столба, сегменты

проецируются выше соответствующих тел позвонков. В частности, поясничное утолщение, формируемое сегментами L1–S2, анатомически располагается в пределах T11–L1 позвонков (Рис. 1.6).

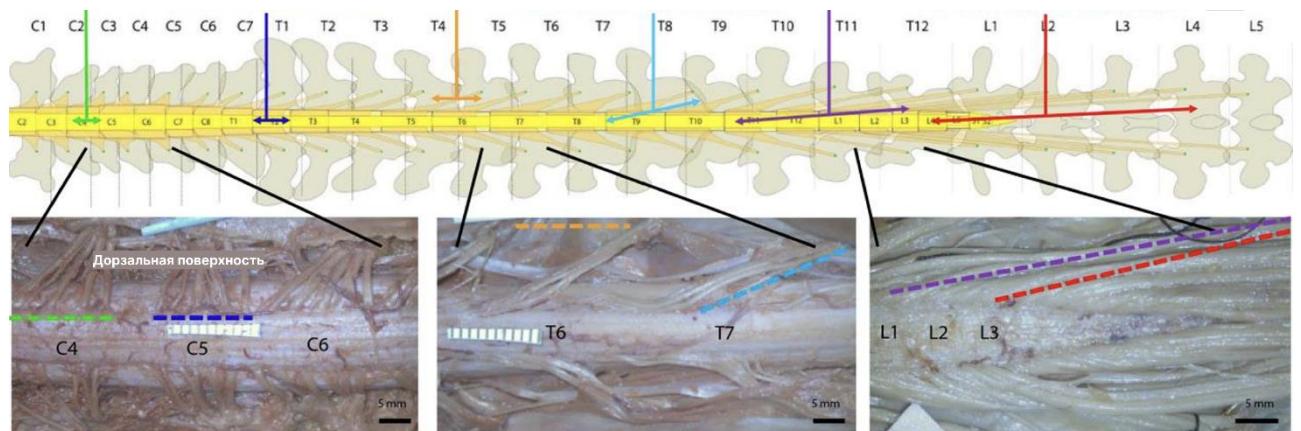


Рисунок 1.6. Схематическое изображение позвонков и сегментов спинного мозга. В качестве примеров дорсальных сегментов приведены: шейные – C4, C5, C6; грудные – T6, T7; поясничные – L1, L2, L3 (Mendez et al., 2021).

В электрофизиологическом исследование (Gorodnichev et al., 2012) механизмов ЧССМ с участием здоровых добровольцев было показано, что единичный стимул в зоне T11–T12 грудных позвонков вызывает в мышцах бедра (*m.biceps femoris* и *m.rectus femoris*) ранний ответ с латентным периодом 12–15 мс, соответствующий моносинаптическим рефлексам за счёт возбуждения афферентов крупного диаметра (Ia) дорсальных корешков СМ (Рис. 1.7А). Также, при ЧССМ регистрировалось подавление двигательных ответов в мышцах голени при вибрации ахиллова сухожилия, что напрямую указывает на моносинаптический характер этих ответов. Сходство классического моносинаптического H-рефлекса и вызванных ЧССМ двигательных ответов, наблюдаемое как при ходьбе у здоровых испытуемых (Courtine et al., 2007), так и у пациентов с травмой СМ (Dy et al., 2010), также подтверждает их моносинаптическую природу. Эти данные свидетельствуют о функциональной идентичности H-рефлекса и двигательных ответов, вызываемых ЧССМ. При этом в сгибательных мышцах, наряду с моносинаптическим компонентом, иногда регистрировались полисинаптические рефлексы, аналогичные тем, что

ранее наблюдалась в сгибателях у интактных и спинальных крыс при единичной эпидуральной стимуляции (Lavrov et al., 2006; Gerasimenko et al., 2006). Таким образом было продемонстрировано, что ЧССМ способна активировать как моносинаптические, так и полисинаптические спинальные сети (Gorodnichev, 2012).

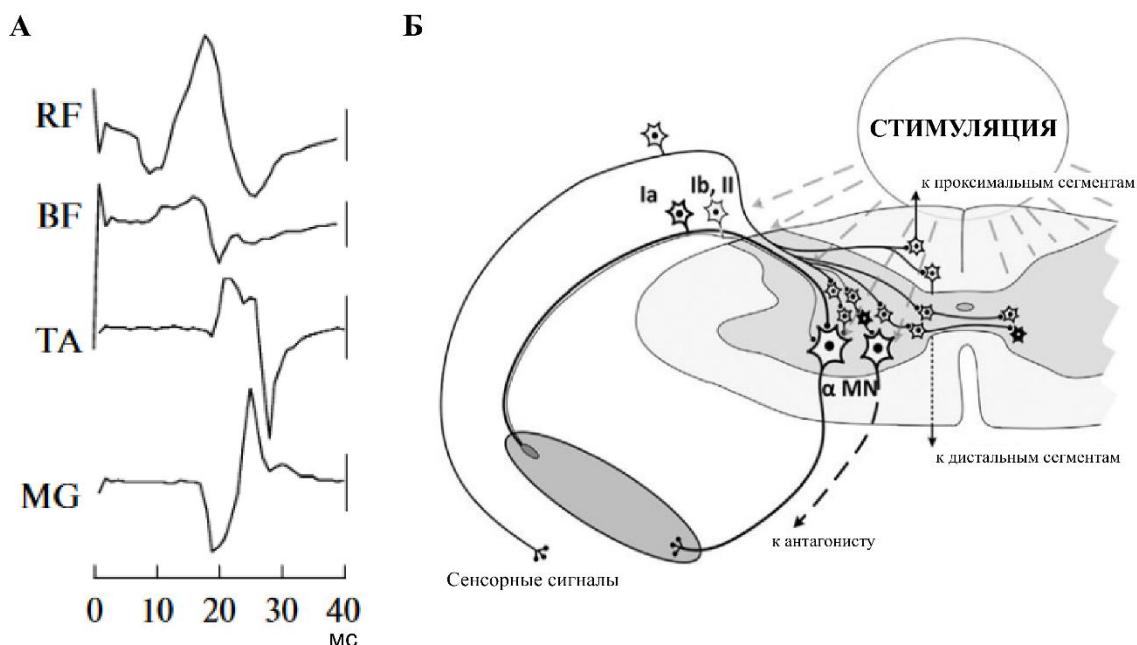


Рисунок 1.7. А – Двигательные ответы в мышцах правой ноги при ЧССМ с частотой 1 Гц и интенсивностью 75–100 мА; rectus femoris (RF), biceps femoris (BF), medial gastrocnemius (MG) и tibialis anterior (TA) (Gorodnichev et al., 2012). **Б** – Потенциальные пути и структуры, которые активируются при ЧССМ. Показаны афференты Ia, Ib, II и α-мотонейроны (MN) (Gerasimenko et al., 2015).

В сравнительном исследовании (Мошонкина и др., 2012), оценивалась эффективность эпидуральной и чрескожной стимуляции у острых и хронически спинализированных кошек, а также у здоровых добровольцев и пациентов с миелопатией. Эксперименты на животных показали, что обе методики вызывают устойчивую локомоторную активность, при этом ЧССМ обеспечивает менее избирательную активацию, но тем не менее вызывает паттерны мышечной активности, аналогичные наблюдаемым при эпидуральной стимуляции. Результаты у человека подтвердили эти данные: у большинства здоровых испытуемых ЧССМ индуцировала шагательные движения с характерными

полисинаптическими ответами. У пациентов с парезами или плегией наблюдались различия в степени активации локомоторных паттернов: при полной плегии ЧССМ вызывала лишь одиночные моторные ответы, тогда как при частичной сохранности проводящих путей формировались повторяющиеся пачки ЭМГ-активности. Авторы пришли к выводу, что ЧССМ, несмотря на меньшую селективность по сравнению с эпидуральной, способна активировать генератор шагательных движений и вызывать двигательные паттерны, аналогичные инвазивной стимуляции.

В более поздних исследованиях были охарактеризованы возможные пути активации спинальных структур при ЧССМ (Gerasimenko et al., 2015). Показано, что при низких интенсивностях тока преимущественно возбуждаются афференты группы Ia мышечных веретен с крупным диаметром и низким порогом, обеспечивающие моносинаптическую активацию α-мотонейронов через дорсальные корешки СМ. При этом минимальная интенсивность стимуляции, при которой фиксируется двигательный ответ, определяется как моторный порог. По мере увеличения интенсивности вовлекаются афференты группы Ib, крупные кожные афференты и афференты группы II, активирующие более сложные полисинаптические интернейронные сети (Рис. 1.4.2Б). При ещё большей интенсивности возможна прямая активация мотонейронов вентральных рогов СМ (Roy et al., 2012). Таким образом, при ЧССМ активация начинается с сенсорных афферентов и постепенно расширяется, вовлекая как моносинаптические, так и полисинаптические цепи, включая проприоспинальные, восходящие и нисходящие пути (Gerasimenko et al., 2015).

На фоне накопления данных о механизмах активации спинальных сетей особое внимание исследователей привлекли параметры стимуляции (Barss, 2022), в частности использование заполненных и незаполненных форм импульсов. Дискуссия вокруг целесообразности применения несущей частоты (обычно 5–10 кГц), предложенной Я.М. Коцем для снижения болевых ощущений при высоких интенсивностях стимуляции («русский ток» (Ward, 2009)), привела

к формированию двух основных парадигм: ЧССМ с заполненными импульсами и ЧССМ с незаполненными, прямоугольными импульсами (Hofstoetter et al., 2020). Клинические исследования с применением ЧССМ у детей с церебральным параличом (Solopova et al., 2017), спинальной мышечной атрофией (Novikov et al., 2023) и травмами СМ показали (Keller et al., 2021), что заполненные импульсы хорошо переносятся и обеспечивают эффективную активацию двигательных паттернов.

В экспериментальных исследованиях у здоровых добровольцев показано, что ЧССМ с заполненными импульсами по средней линии между остистыми отростками позвонков T11-L1 снижает спинальную возбудимость и порог рефлексов в мышцах нижних конечностей при интенсивности 40% от моторного порога, а при увеличении интенсивности до >60% от моторного порога – усиливает кортикоспинальное возбуждение, в то время как применение незаполненных импульсов не привело к повышению кортикоспинальной возбудимости (Massey et al., 2024). Кроме того, нейрофизиологические механизмы действия ЧССМ с заполненными и незаполненными импульсами различаются: только ЧССМ с заполненными импульсами повышает кортикальное торможение (интракортикальную ингибицию), тогда как незаполненные импульсы увеличивают лишь субкортикальные моторные ответы (Benavides et al., 2020). Это подтверждает, что заполненные и незаполненные импульсы могут по-разному влиять на кортикоспинальную возбудимость.

Переносимость стимуляции является важным параметром при изучении физиологических механизмов ЧССМ у здоровых испытуемых. Исследования на здоровых испытуемых и пост-инфарктных пациентах показывают, что при одинаковой интенсивности стимуляции модулированные импульсы переносятся лучше, чем немодулированные, однако при нормализации тока к моторному порогу различия исчезают (Manson et al., 2020; Yang et al., 2025). Это указывает на сложный характер взаимодействия между характеристиками стимула и сенсорными системами, включая различную чувствительность афферентов

крупного и малого диаметра (Joseph, Butera, 2011; Larsson, Nagi, 2022). Было также показано, что вибрация, приложенная к катоду при ЧССМ, не увеличивает переносимость немодулированных импульсов (Manson et al., 2020). Следовательно, на болевую переносимость модулированной ЧССМ влияет иной механизм, отличный от ингибиции кожных ноцицепторов. При этом, несмотря на то что болевая чувствительность при модулированных и немодулированных импульсах сравнивалась в контексте вызова двигательных ответов, в настоящее время отсутствуют исследования, которые бы оценивали соотношение болевого порога и эффективности стимуляции в управлении двигательной функцией – индукции шагательных движений или стабилизации позы.

1.4.3 ЧССМ в исследованиях, связанных с контролем позы

Подбор параметров ЧССМ зависит от характера двигательной задачи. Параметры стимуляции, оптимальные для восстановления локомоции, не всегда совпадают с параметрами, обеспечивающими улучшение постуральной стабильности. Эффективность ЧССМ для восстановления постуральной стабильности и ходьбы была продемонстрирована в клинических исследованиях у пациентов с различными неврологическими диагнозами (Sayenko et al., 2019; Gad et al., 2021; Roberts et al., 2021). Неинвазивная стимуляция на уровне поясничного утолщения СМ, при интенсивностях, соответствующих моторному порогу, улучшила постуральную стабильность и контроль туловища у пациентов с травмой СМ. Было показано, что нейромодуляционные эффекты зависят от частоты стимуляции и реализуются как за счёт модуляции спинальной возбудимости, так и посредством активации мышц. Стимуляция с частотой 5 Гц преимущественно активирует мотонейроны через Ia-афференты, тогда как диапазон 15–25 Гц способствует вовлечению интернейронных спинальных сетей, обеспечивая лучшую межсегментарную координацию и эффективную самостоятельную вертикализацию (Sayenko et al., 2019). В исследовании (Roberts et al., 2021) при стимуляции L1–L2 (30 Гц, 15–50 мА, подпороговая интенсивность) у пациентов с рассеянным склерозом снижались амплитуда и

скорость колебаний ЦД и активность *m. tibialis anterior*, что свидетельствовало о более эффективном сенсомоторном управлении позой. В другом исследовании (Gad et al., 2021) однократная 30-минутная сессия с ЧССМ (T11–T12 и L1–L2, 30 Гц, 20–25% ниже моторного порога) была проведена 12 пациентам с церебральным параличом и так же наблюдались улучшения как постуральных, так и локомоторных функций, включая восстановление вертикализации.

Параметры ЧССМ включают не только частоту и интенсивность, но и локус стимуляции – центральный (между остистыми отростками, преимущественно активирующий восходящие и нисходящие пути через задние столбы СМ) или латеральный (над проекцией дорсальных корешков СМ, с более избирательным вовлечением мотонейронных пуллов, над которыми находится катод). Технология спинального нейропротеза (Moshonkina et al., 2021) для управления локомоцией сочетает непрерывную центральную стимуляцию с фазозависимой ритмической, при этом, латеральная стимуляции на уровне T11-T12 преимущественно активирует сгибатели нижних конечностей, тогда как на уровне L1-L2 – разгибатели. Комбинация этих режимов стимуляций в фазах шага усиливает амплитуду движений в тазобедренных суставах и ускоряет ходьбу, а добавление стимуляции по средней линии усиливает подъём колена и стопы.

В отличие от локомоции, спинальные механизмы регуляции позы у здоровых людей остаются менее изученными. Электрофизиологические исследования показывают, что ЧССМ на разных сегментах и с разным расположением электродов вызывает двигательные ответы, сходные по характеристикам с Н-рефлексом, с разными порогами и кривыми рекрутования (Minassian et al., 2007; Sayenko et al., 2015; Hofstoetter et al., 2018). Сходство параметров двигательных ответов при эпидуральной и чрескожной стимуляции указывает на общий вход через задние корешки и синаптическую передачу на α -мотонейроны (Hofstoetter et al., 2018). На рисунке 1.8 представлено, как стимуляция на уровнях позвонков T10–T11, T11–T12 и

T12–L1 вызывает двигательные ответы с различными порогами и кривыми рекрутования для отдельных мышц. Данные показывают, что порог и скорость нарастания ответа зависят от расстояния между локусом стимуляции и мотонейронным пулом, что подтверждает сегментарную организацию афферентного входа и возможность направленной активации определённых мышечных групп.

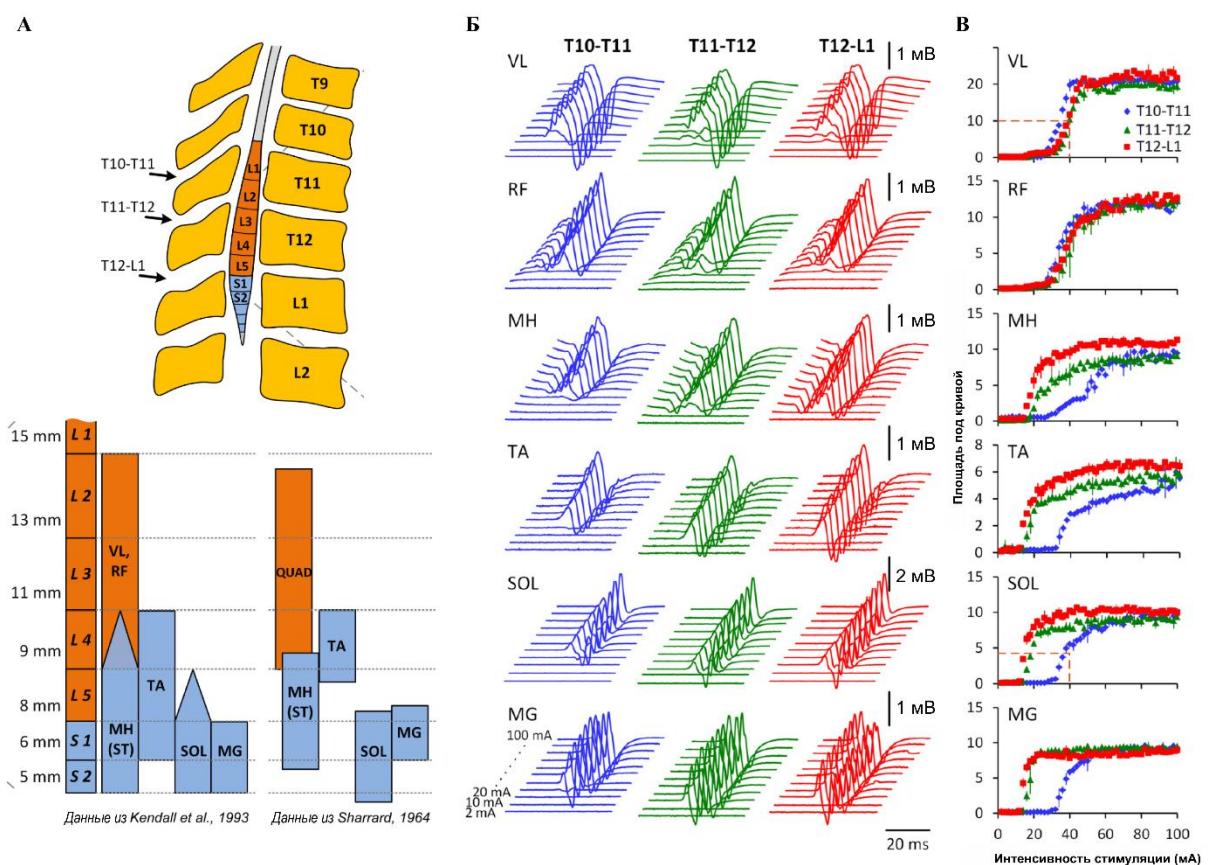


Рисунок 1.8. А – Реконструкция, показывающая предполагаемое расположение катодов для чрескожной электрической стимуляции спинного мозга в области пояснично-крестцового утолщения и расположение моторных пулов на основе сегментарных схем, представленных в (Kendall et al., 1993) и (Sharrard et al., 1964). Б – Вызванные потенциалы у одного испытуемого при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга между остистыми отростками позвонков T10–T11, T11–T12 и T12–L1. Преднее из трёх ответов в правых мышцах при каждой интенсивности стимуляции от 2 до 100 мА в интервале 10–55 мс после стимула. В – Кривые рекрутования мышц справа при каждом локусе стимуляции. VL: m. vastus lateralis; RF: m. rectus femoris; MH: m. medial hamstrings; TA: m. tibialis anterior; SOL: m. soleus; MG: m. medial gastrocnemius muscles (Sayenko et al., 2015).

Острые эффекты ЧССМ на постуральный контроль у здоровых испытуемых исследовались в работах (Carrera et al., 2022; Omofuma et al., 2024). В исследовании 2022 года (Carrera et al., 2022) стимуляция (30 Гц, L2–L3, 5–10 мА) вызывала сдвиг кривой Н-рефлекса влево, что указывало на повышение спинальной возбудимости. ЧССМ при произвольной дестабилизации позы (выполнение постуральной задачи) приводила к увеличению активации мышц бёдер в ответ на возмущения вперёд, влево и вправо, однако эти изменения сопровождались снижением постуральной стабильности. В более позднем исследовании (Omofuma et al., 2024), где ЧССМ сочетали с функциональной тренировкой в виртуальной реальности, подтверждена зависимость постуральных ответов и индивидуальной стратегии стабилизации от изменений порога Н-рефлекса. Также наблюдалось снижение индекса коактивации нескольких пар агонистов-антагонистов после функциональной тренировки с ЧССМ, что можно связать с эффектом адаптации. Авторы заключили, что выявленные электрофизиологические изменения могут отражать перестройку работы спинальных сетей в ответ на стимуляцию.

Таким образом, применение ЧССМ в исследованиях с участием здоровых добровольцев, в которых варьировали локус стимуляции в задачах, требующих поддержания постурального баланса, позволит изучить спинальные механизмы регуляции вертикальной позы.

Следует отметить, что все зарегистрированные улучшения двигательных функций у пациентов с травмой СМ достигались при использовании ЧССМ с заполненными импульсами (несущая частота 5–10 кГц) на уровнях интенсивности, не превышающих моторный порог (Megía García et al., 2020; Li, Chen, 2025). Аналогичный подход применялся и в функциональных исследованиях на здоровых испытуемых, а также у взрослых и детей с неврологическими заболеваниями: во всех случаях стимуляция проводилась при интенсивности 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). В исследованиях, представленных в настоящей диссертационной работе, использовалась монополярная, заполненная 5 кГц, ЧССМ с частотой 20 Гц, при этом интенсивность тока подбиралась индивидуально и ограничивалась максимальным уровнем, не вызывающим болевых или дискомфортных ощущений.

1.4.4 ЧССМ в исследованиях, связанных с регуляцией внешнего дыхания

Исследования показали, что ЧССМ способна оказывать влияние на функцию внешнего дыхания, модулируя активность спинальных дыхательных сетей и/или мотонейронов, иннервирующих дыхательные мышцы. Важную роль в этих исследованиях играет форма импульса и локус стимуляции. Исследование с участием здоровых добровольцев демонстрирует, что воздействие на уровне позвонков T11–T12 (биполярными, заполненными 5 кГц импульсами, с частотой 30 Гц) во время выполнения шагательных движений приводит к увеличению частоты дыхания (ЧД) и снижению дыхательного объёма (ДО), что указывает на перестройку паттернов дыхания за счёт активации брюшных мышц и изменения механики дыхательных движений (Minyaeva et al., 2017). В последующей работе было установлено, что уменьшение ДО при стимуляции на уровне T11–T12 может быть связано с тоническим сокращением мышц брюшной стенки, возникающим либо в результате их прямой активации биполярными электрическими импульсами, либо вследствие возбуждения экспираторных мотонейронов через нисходящие пути (Minyaeva et al., 2019).

Дополнительные данные получены в исследовании (Ovechkin et al., 2023), где оценивалось острое воздействие ЧССМ на дыхательную функцию у 8-ми здоровых мужчин. Стимуляция проводилась одновременно на уровнях T5 и T10 (монополярные, заполненные 5 кГц импульсы, частота 30 Гц). ЧССМ вызывала достоверное увеличение инспираторного потока и сокращение времени достижения его пика, что свидетельствует об активации инспираторных сетей, но одновременно приводила к снижению экспираторного потока и увеличению времени его достижения, указывая на подавление экспираторных сетей.

В совокупности эти исследования показывают, что у здоровых людей ЧССМ на уровне грудных и поясничных позвонков способна избирательно изменять активность инспираторных и экспираторных спинальных сетей, перестраивая паттерны дыхания. Эти эффекты зависят от уровня стимуляции, используемых параметров (частота, длительность и форма импульсов, интенсивность), а также от вовлечённости дыхательных мышц в постурально-двигательные задачи.

Таким образом, ЧССМ представляет собой инструмент для избирательной модуляции спинальных сетей, вовлечённых как в регуляцию позы, так и в управление дыханием. Параметры стимуляции, оптимальные для локомоции, не совпадают с параметрами, обеспечивающими постуральную стабилизацию. Механизмы модуляции позы у человека при ЧССМ не изучены, не ясно, реализуются ли они напрямую через активацию постуральных мышц и/или опосредованно через модуляцию активности спинальных сетей. Исследования демонстрируют, что ЧССМ способна изменять паттерны дыхания за счёт дифференциальной активации инспираторных и экспираторных сетей, что открывает возможность целенаправленного вовлечения или подавления постурально-респираторной синергии. В этой связи необходимо проанализировать, как модуляция активности спинальных сетей влияет на постуральную устойчивость и на респираторную функцию, а также приводит ли эта модуляция к изменениям в механизме постурально-респираторной синергии. Такой подход позволит выявить вклад постуральных и дыхательных компонентов в поддержание равновесия и оценить потенциал ЧССМ как инструмента для целенаправленной модуляции спинальных сетей.

1.5 Значимость контроля сенсорно-когнитивного стиля в исследованиях постурального контроля

Понятие сенсорно-когнитивного стиля как совокупность индивидуальных стратегий интеграции и фильтрации сенсорной информации (Kozhevnikov et al., 2007) было введено Н. А. Witkin в 1950-х годах в рамках исследований

восприятия визуального поля и решения пространственных задач (Witkin, Asch, 1948; Witkin et al., 1977). H.A. Witkin предложил оценивать степень зависимости ориентации в пространстве от зрительного контекста или степень «полезависимости – поленезависимости» (field dependence/independence) на основе двух тестов – стержня и рамки, Rod and Frame Test (RFT) и теста включенных фигур, Embedded Figures Test (EFT). Хотя оба метода направлены на определение сенсорно-когнитивного стиля, они измеряют эту характеристику через разные сенсорные механизмы. В RFT испытуемому, находящемуся в темной комнате, необходимо визуально выровнять светящийся стержень в вертикальное положение внутри наклонённой рамки, что позволяет оценить степень влияния внешнего контекста на восприятие вертикали (Рис. 1.9А). Этот тест считается более перцептивным и напрямую связан с вестибулярной и визуально-пространственной интеграцией. В EFT от испытуемого требуется нахождения простой геометрической фигуры, помещённой в сложный визуальный фон (Рис. 1.9Б), оценивается время прохождения теста и количество правильных ответов. Здесь оценивается способность выделять контент из контекста. Оба теста демонстрируют значимую корреляцию, однако EFT больше отражает перцептивно-аналитические способности и то, насколько эффективно испытуемый способен структурировать визуальное поле (Witkin et al., 1962).

Таким образом, полезависимые (ПЗ) испытуемые в большей степени опираются на экстероцептивные (зрительные и слуховые) сигналы, тогда как поленезависимые (ПН) используют преимущественно интероцептивные (проприоцептивные и вестибулярные) сигналы.

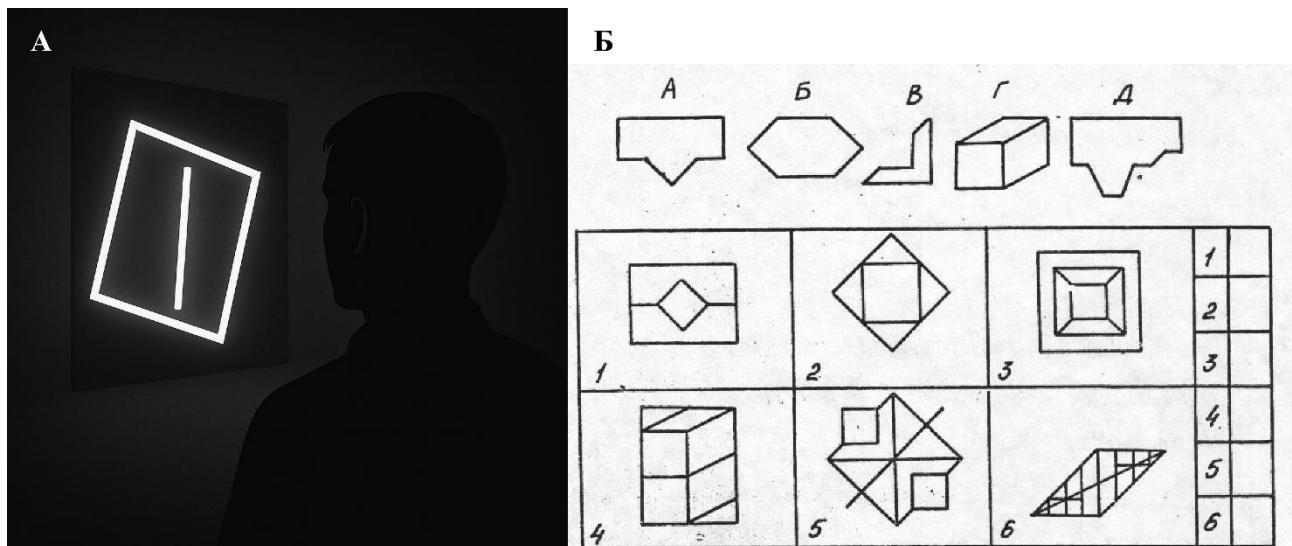
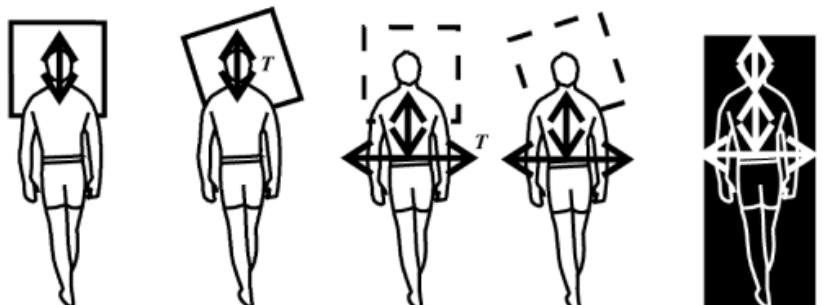


Рисунок 1.9. А – Визуализация теста рамки и стержня (RFT). Б – Пример заданий из теста включённых фигур (EFT) (Witkin et al., 1971).

Дальнейшие исследования выявили связь между сенсорно-когнитивным стилем и параметрами постурального контроля. В работах B. Isableu было показано, что в условиях отсутствия или искажения зрительной информации, сенсорно-когнитивный стиль оказывает выраженное влияние на межсегментарную координацию при вертикальной стойке; эта связь проявлялась при увеличении сложности постуральной задачи (Isableu et al., 2003, 2010). В исследованиях оценивалась кинематика сегментов тела во фронтальной плоскости, на основе которой авторы пришли к заключению о разнице стратегий стабилизации вертикальной позы. ПЗ участники чаще используют стратегию «en bloc» – стабилизацию головы и туловища как единого блока за счёт активации тазобедренных суставов (Рис. 1.10). ПН участники при стабилизации вертикальной позы демонстрируют мультисегментарную координацию, позволяющую независимо контролировать движение головы, плеч и таза.

усложнённая проба Ромберга

Полезависимые



Поленезависимые

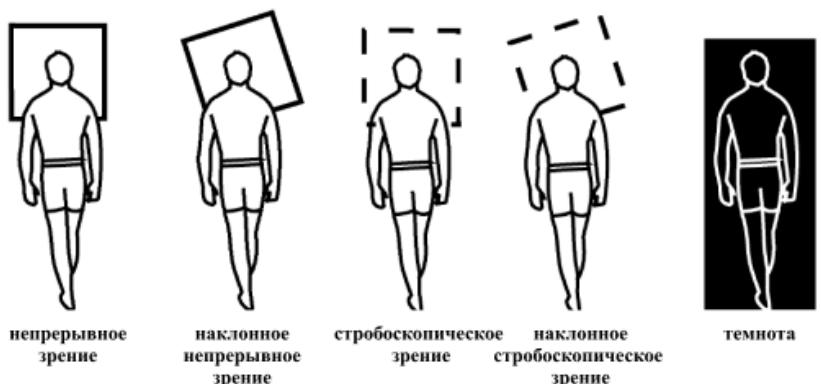


Рисунок 1.10. Схематическое представление стратегий сегментарной стабилизации в группах полезависимых и поленезависимых испытуемых в зависимости от экспериментального условия. Рассматривались три сегмента: голова, плечо и таз. Вертикальные стрелки на уровне головы указывают на «en bloc» (единое) движение блока голова–плечо. Вертикальные стрелки на уровне туловища указывают на «en bloc» движение блока плечо–таз. Горизонтальные стрелки указывают на стабилизацию в пространстве только таза (Isableu et al., 2003).

В исследованиях О.П. Тимофеевой и И.Г. Андреевой с соавторами изучали влияние аудиостимуляции на постуральные реакции, они рассматривали сенсорно-когнитивный стиль как потенциально влияющий фактор (Andreeva et al., 2018; Тимофеева и др., 2020). Получено, что в условиях ожидания и подачи аффективных звуковых стимулов у ПЗ участников наблюдается выраженная постуральная стабилизация непосредственно перед подачей звукового сигнала. Однако с появлением самого звука происходит значительное смещение ЦД в сторону, противоположную источнику звука. Тогда как ПН испытуемые демонстрируют смещение ЦД по направлению к источнику звука (Тимофеева и др., 2020).

Таким образом, сенсорно-когнитивный стиль людей (их зависимость от зрительных и слуховых стимулов при ориентации в пространстве) влияет на стратегию поддержания вертикальной позы и должен учитываться в исследованиях механизмов постурального контроля.

В совокупности рассмотренные выше механизмы, от нейрофизиологических основ постурального контроля и постурально-респираторной синергии до биомеханических стратегий стабилизации и влияния индивидуальных особенностей восприятия сенсорной информации, соответствует представлению о многоуровневой организации поддержания равновесия у человека. Учитывая, что характер постуральных реакций определяется не только биомеханической и нейромышечной организацией, но и индивидуальными особенностями сенсорной интеграции, целесообразно исследовать влияние модуляции активности спинальных сетей поясничного утолщения СМ на показатели постуральной устойчивости и дыхательной функции с учетом сенсорно-когнитивного стиля участников исследования. Когнитивные отвлечения и дефицит внешних сенсорных стимулов (отсутствия зрительной и слуховой информации) – дополнительные факторы в постуральном исследовании.

ГЛАВА 2. СТАБИЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Традиционно постуральный контроль исследуется в условиях внешних возмущений (Paillard, Noé, 2015): с использованием силовых платформ, имитирующих изменения опорной поверхности (Chen et al., 2014), нестабильной поверхности с поролоном (Mademli et al., 2021), а также при механических толчках (Borkowski, Błażkiewicz, 2023). Однако меньшее количество исследований посвящено анализу позы в условиях отсутствия внешнего воздействия, когда дестабилизацию вызывают внутренние факторы или ограничение сенсорной информации (Sasaki et al., 2024). Согласно работам В.С. Гурфинкеля и Ю.П. Иваненко (Ivanenko, Gurfinkel, 2018), для полноценного понимания механизмов регуляции позы необходимо рассматривать оба типа дестабилизирующих факторов – как внутренние, так и внешние.

Мы начали исследования позы с условий без внешнего дестабилизирующего воздействия. Стабилометрическую регистрацию проводили в условиях дефицита сенсорной информации (отсутствие зрительной и слуховой информации).

На втором этапе в качестве внешнего дестабилизирующего воздействия мы выбрали аудиостимуляцию, основываясь на сторожевой функции слуха (ориентировочном рефлексе) (Павлов, 1927; Buzsáki, 1982; Yost, 2021). 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 (Soames, Raper, 1992; Palmisano et al., 2014; Crasta et al., 2018). Более того, аффективные звуковые стимулы могут модулировать постуральный контроль в зависимости от эмоциональной окраски, при этом отрицательные стимулы обладают наибольшим дестабилизирующим эффектом (Chen, Qu, 2017). Таким образом, аудиостимуляция представляет собой супраспинальный дестабилизирующий фактор, позволяющий изучить вклад спинальных сетей в условиях

комбинированного с ЧССМ воздействия. Аудиостимуляция оказывает дестабилизирующее воздействие, которое напрямую не модулирует активность проприоцепторов, оказывающих непосредственное влияние на спинальные центры, как это происходит, когда для стабилизации применяют неустойчивую опору или толчки на уровне туловища.

ЧССМ на уровнях позвонков T11–T12 и L1–L2 ранее показала способность рекрутировать различные популяции мотонейронов путём активации спинальных сетей (Sayenko et al., 2015), что приводило к улучшению постуральных синергий (Gerasimenko et al., 2017). Эти данные демонстрируют возможность использовать ЧССМ как инструмент неинвазивной активации и модуляции спинальных сетей, участвующих в регуляции позы.

2.1 Материалы и методы

Для изучения спинальных механизмов регуляции постурального баланса, было проведено пять исследований. Одно электрофизиологическое исследование для определения моторных порогов (уровень L1-L2 позвонков) и комфортной интенсивности стимуляции в положении стоя (1), два исследования с применением ЧССМ на разных уровнях (L1-L2 (2) и T11-T12 (3)), одно методическое исследование для определения супраспинального дестабилизирующего позу воздействия (4) и одно исследование сочетанного эффекта ЧССМ и звуковой стимуляции (5) (Таблица 2.1). Процедуры и исследования проводили в соответствии с принципами Хельсинкской декларации, и они одобрены Этическим комитетом Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН. Все испытуемые подписали информированное согласие.

Таблица 2.1. Общая информация о пяти поставленных исследованиях

	Моторный порог	L1-L2 ЧССМ	T11-T12 ЧССМ	Выбор звуков	ЧССМ + звуки
№ протокола Этического комитета	2-03 от 03.02.2020	1-02 от 01.02.2023	2-03 от 26.02.2024	2-03 от 26.02.2024	2-03 от 26.02.2024
Число испытуемых (из них мужчин)	12 (7)	16 (7)	18 (11)	33 (3)	27 (9)
Число полезависимых\ поленезависимых	6\ 6	8\ 8	9\ 9	23\ 10	27\ 0
Возраст, годы	27 ± 5	25 ± 5	27 ± 4	19 ± 2	26.7 ± 4.5
Индекс массы тела, кг/м ²	20.8 ± 2.8	21.2 ± 2.5	22.8 ± 2.6	21.1 ± 2.1	21.5 ± 2.2
Доминирующая нога	правая	правая	2 – левая, 16 – правая	правая	правая
Локус стимуляции	L1-L2	L1-L2	T11-T12	-	T11-T12 и L1-L2

Критериями отбора испытуемых были: возраст в пределах 18–35 лет, индекс массы тела (ИМТ) в диапазоне 18.5–24.9 кг/м². Критериями исключения являлись: наличие в анамнезе эпилепсии, нарушений двигательной и вестибулярной функций, слуха или зрения. В день проведения эксперимента все участники оценивали своё состояние как удовлетворительное. Для всех испытуемых была проведена тональная аудиометрия с помощью клинического аудиометра AA-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.

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.

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 (Рис. 2.1А, Таблица 2.1). 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 немодулированный 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 импульсами), доводя её до максимально возможного уровня, не вызывавшего боли или выраженного дискомфорта. Полученное значение выражали в % от моторного порога.

ЧССМ на уровне позвонков L1-L2 или T11-T12

Во втором исследовании ЧССМ применяли на уровне поясничных позвонков L1–L2: по средней линии между остистыми отростками (Рис. 2.1А, Таблица 2.1), а также в проекциях левых и правых дорсальных корешков СМ.

В третьем исследовании аналогичную методику стимуляции использовали на уровне грудных позвонков T11–T12 (Рис. 2.1Б).

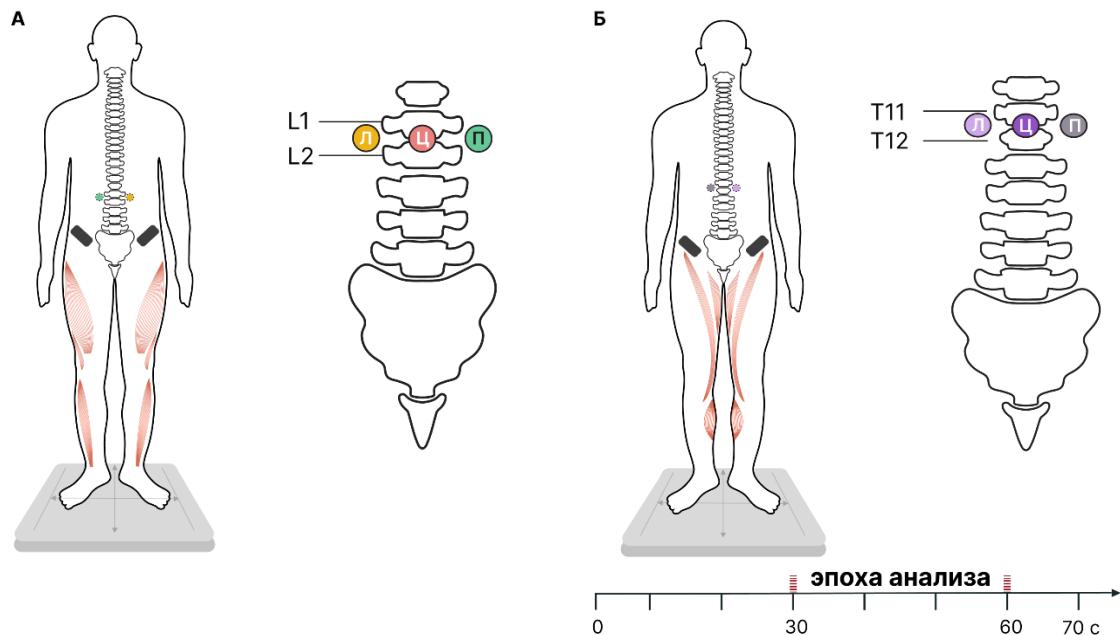


Рисунок 2.1. Дизайн исследований. Участники стояли на стабилоплатформе в стандартном положении. ЧССМ применяли в трёх условиях в зависимости от положения катодов: Л – в проекции левого дорсального корешка СМ; Ц – по средней линии между остистыми отростками; П – в проекции правого дорсального корешка СМ. Аноды (чёрные) располагались на гребнях подвздошных костей. **А** – ЧССМ на уровне L1-L2 применялась для модуляции активности разгибателей (красные). **Б** – ЧССМ на уровне T11-T12 для модуляции активности сгибателей (красные). Длительность записи – 70 секунд, эпоха анализа – 30 секунд.

Во втором и третьем исследовании было 4 экспериментальных условия: ЧССМ по средней линии между остистыми отростками L1-L2 (во втором исследовании) или T11-T12 (в третьем исследовании) (1), а также в проекциях левых (2) и правых (3) дорсальных корешков спинного мозга, и контрольное условие без ЧССМ (4) (Рис. 2.1). Порядок четырёх экспериментальных условий был рандомизирован. После короткого перерыва (≤ 5 мин) следовал ещё один случайный порядок этих четырёх условий. Каждый набор из этих четырёх условий рассматривался как независимая серия, как тест и ретест. Таким образом, мы получили два измерения (N) для каждого участника (n) во всех экспериментальных условиях.

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.

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 (Рис. 2.2, Таблица 2.1).

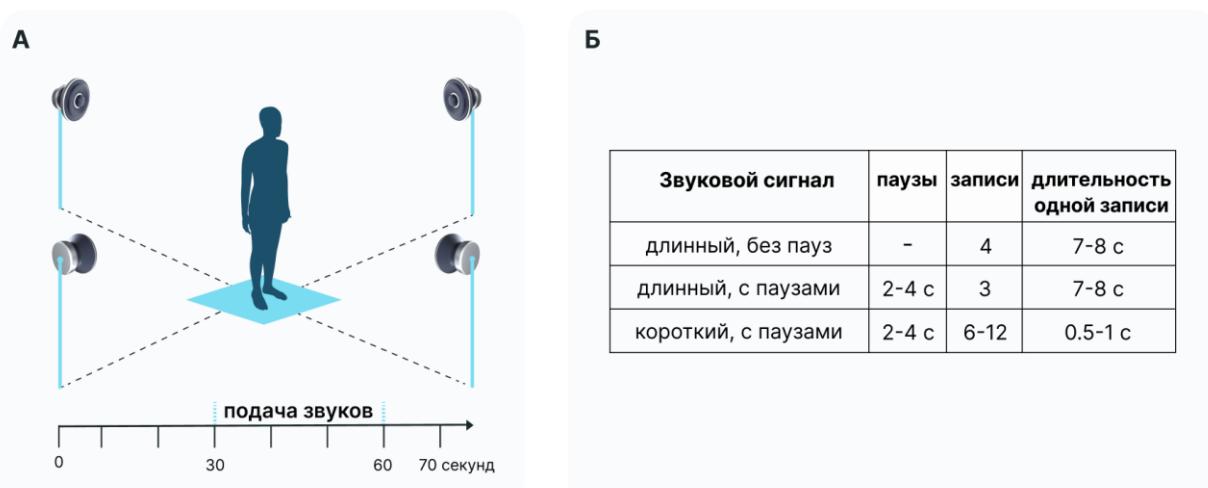


Рисунок 2.2. А – Положение испытуемого на стабилоплатформе в центре между четырьмя источниками звука. Б – Схема временной структуры звуковой стимуляции.

Испытуемые стояли с закрытыми глазами на стабилоплатформе в стандартной позе в окружении четырёх источников звука, находящихся на расстоянии полутора метров от центра межушной оси (Рис. 2.2А). Были использованы четыре динамика Klipsch R-3800-C (KLIPSCH, Suite, USA). Генерацию звука производили с компьютера через USB-аудиоинтерфейс Creative E-MU 0202 (Creative Technology Limited, Singapore). Уровень сигнала на громкоговорителе регулировали при помощи усилителя мощности NevaAudio

SA-3004 ("ООО "Фирма "НЕВА АУДИО"", Санкт-Петербург, Россия). Измерения уровня сигнала в месте головы испытуемого производили с применением микрофона 41-45, предусилителя 26-39 и усилителя 26-06 (всё от Brüel and Kjøer, Nærum, Denmark). 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 (Рис. 2.2Б). 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. Продолжительность одной регистрации составляла 70 с и соответствовала продолжительности звукового файла. Звуковые файлы формировали следующим образом: 30-ти секундный период тишины, 30-ти секундный период со звуковой стимуляцией и заключительный период тишины длительностью 10 с. Длительность контрольных регистраций также составляла 70 с. Первый тип звуковой стимуляции (длительные стимулы без пауз) представлял собой случайную последовательность из четырех из 7-8-ми секундных звуковых записей следующего содержания: сирена скорой помощи, разгон и торможение автомобиля (звуки движущегося объекта, имеющие негативное эмоциональное содержание); механический телефонный звонок (сигнал с высокой информационной неопределенностью, регулирующий повседневное поведение). Второй тип стимуляции отличался от первого наличием пауз случайной длительности в диапазоне 2-4 с и содержал три, а не четыре звуковые записи. Третий тип стимуляции представлял собой случайную последовательность коротких звуковых сигналов длительностью 0.5-1 с, разделенных паузами продолжительностью 2-4 с. Короткими сигналами были

записи звука тормозов автомобиля, звонков механического и электронного телефона, а также звук захлопывающейся двери. Мотивационно-эмоционально значимые сигналы разной длительности были выбраны из библиотеки аудиоредактора Acoustica Mixcraft (<https://mixcraft.ru/>), частота дискретизации звуковых сигналов была 44.1 кГц.

Сочетанная звуковая стимуляция и ЧССМ

В пятом исследовании для оценки изменений в системе постурального контроля ЧССМ применяли на фоне прослушивания дестабилизирующих звуковых сигналов (Рис. 2.3). 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 (Таблица 2.1).

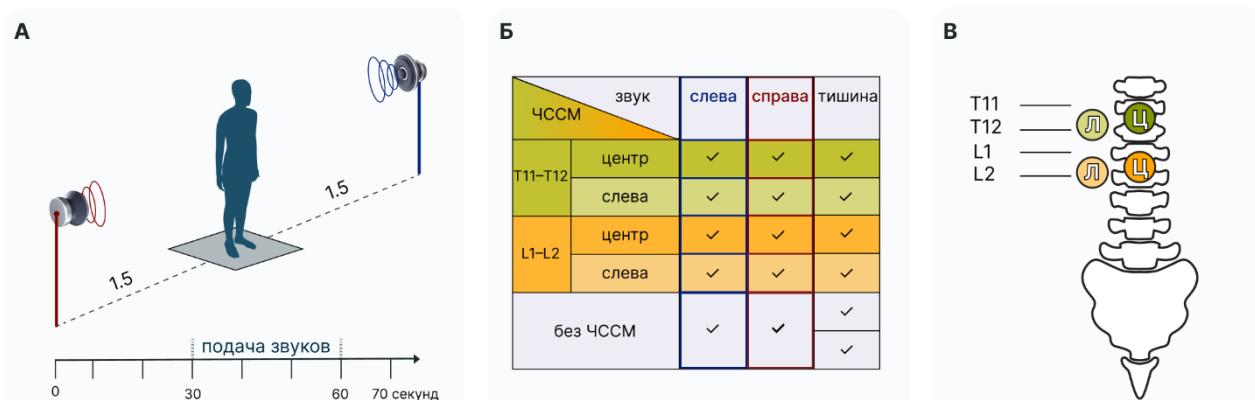


Рисунок 2.3. А – Положение испытуемого на стабилплатформе; звук подается из левого и правого динамиков, находящихся на расстоянии полутора метров от центра межушной оси. Б – Экспериментальные условия с ЧССМ и звуковой стимуляции. В – Расположение катодов для ЧССМ (вид сзади).

Исследование состояло из двух серий, в каждой из которых было 8 эпизодов регистрации длительностью 70 секунд. Подача звуковых сигналов была с 30 по 60 секунду регистрации позы (Рис. 2.3А). После завершения первой серии был перерыв продолжительностью около 30 минут, после чего следовала вторая серия с аналогичным числом записей. В каждой серии сочетались различные условия стимуляции: 2 контрольных записи без звуковой и спинальной стимуляции, 2 записи со звуковой стимуляцией (слева и справа) без

ЧССМ, 2 записи с ЧССМ без звуковой стимуляции и 4 записи сочетающие ЧССМ и звуковую стимуляцию (Рис. 2.3Б). 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). Основное различие между сериями заключалось в уровне ЧССМ. В одной серии стимуляцию проводили на уровне T11-T12 позвонков: по центру между остистыми отростками и в проекции левого дорсального корешка СМ, в другой на уровне L1-L2 (Рис. 2.3В). Порядок предъявления серий варьировался: половина испытуемых начинала с серии Т11, вторая половина – с серии L1.

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 полнезависимых (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 при ЧССМ во всех экспериментальных условиях (со стимуляцией и без стимуляции), участникам было дано задание на когнитивное отвлечение, включающее вычитание в уме двузначного числа из четырехзначного (Woollacott, Shumway-Cook, 2002; Щербакова и др., 2019).

Стабилометрия

Изменения вертикальной позы определяли методом стабилометрии (Стабилан-01-2, Таганрог, Россия). Испытуемые стояли с закрытыми глазами на стабилоплатформе в центре звукоизолированной анэхoidной камеры в стандартной позе (пятки вместе, носки врозь, руки опущены вдоль тела).

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). Формулы расчёта приведены в таблице 2.2. Во всех экспериментальных протоколах рассчитывались и сопоставлялись все указанные показатели. В разделе результатов представлены только те параметры, которые достоверно отличались от контрольных значений.

Таблица 2.2. Показатели ЦД

Показатель	Определение	Формула
Длина _{фр}	Длина фронтальной компоненты сигнала ЦД	$LX = \sum_{i=1}^N (X_i - X_{i-1})$
Длина _{саг}	Длина сагиттальной компоненты сигнала ЦД	$LY = \sum_{i=1}^N (Y_i - Y_{i-1})$
Разброс _{фр}	Среднеквадратичное отклонение положения ЦД вдоль фронтальной оси	$Q_x = \sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (X_i - X_{cp})^2}$
Разброс _{саг}	Среднеквадратичное отклонение положения ЦД вдоль сагиттальной оси	$Q_y = \sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (Y_i - Y_{cp})^2}$
Скорость _{фр}	Средняя линейная скорость перемещения вдоль фронтальной оси	$Vx_{cp} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{Vx_i}{T}$
Скорость _{саг}	Средняя линейная скорость перемещения вдоль сагиттальной оси	$Vy_{cp} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{Vy_i}{T}$
Площадь эллипса	Основная часть площади, занимаемая ЦД, без учета так называемых петель и случайных выбросов	$S_{\text{эл}} = 2 \ln \frac{1}{1-\beta} \sqrt{D(X) \cdot D(Y) - \text{Cov}(X, Y)^2}$

X_i, Y_i – временные координаты ЦД

N – количество отсчетов

β – вероятность того, что точка статокинезиограммы попадет в эллипс ($\beta = 0,9$),
 $D(X), D(Y)$ – соответствующие компоненты дисперсии

Анализ данных

Статистический анализ параметров ЦД проводили с использованием программного пакета Statistica v.10.A. Для определения соответствия данных нормальному распределению использовался W-критерий Шапиро-Уилка. В случаях, когда распределение данных не было нормальным, использовали непараметрический метод. Значения представлены в виде среднего значения \pm стандартное отклонение или медианы [1-й квартиль (Q1), 3-й квартиль (Q3)] в зависимости от распределения данных. Изменения параметров ЦД между контрольными и экспериментальными условиями выражены в процентах: (экспериментальное условие/контрольное условие) * 100%. Значимость различий между экспериментальными условиями определяли с помощью критерия Вилкоксона. Значимость различий между группами ПЗ и ПН рассчитывали с помощью U-критерия Манна-Уитни.

Для оценки влияния факторов сенсорно-когнитивного стиля и интенсивности стимуляции применяли двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Все сравнения проводили с уровнем значимости $p < 0.05$.

2.2 Результаты и обсуждение

2.2.1 Моторный порог

Результаты дисперсионного анализа показали, что ни моторный порог, ни подобранная интенсивность стимуляции в положении стоя не зависят от сенсорно-когнитивного стиля ($p > 0.05$). При этом подобранная в положении стоя интенсивность стимуляции для всех локусов была достоверно ниже моторного порога в положении лёжа ($p < 0.01$) (Таблица 2.3, Рис. 2.4). 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.

Таблица 2.3. Интенсивность для вызова двигательного ответа (порог), подобранная интенсивность в положении стоя и % от моторного порога в положении лёжа ($N = 12$), среднее значение \pm стандартное отклонение

Локус	Порог, мА	Стоя, мА	% от порога
Слева	47 ± 11	$22 \pm 6^*$	50 ± 20
Центр	47 ± 14	$28 \pm 9^*$	64 ± 19
Справа	46 ± 13	$22 \pm 6^*$	51 ± 22

* $p < 0.01$ в сравнении с моторным порогом

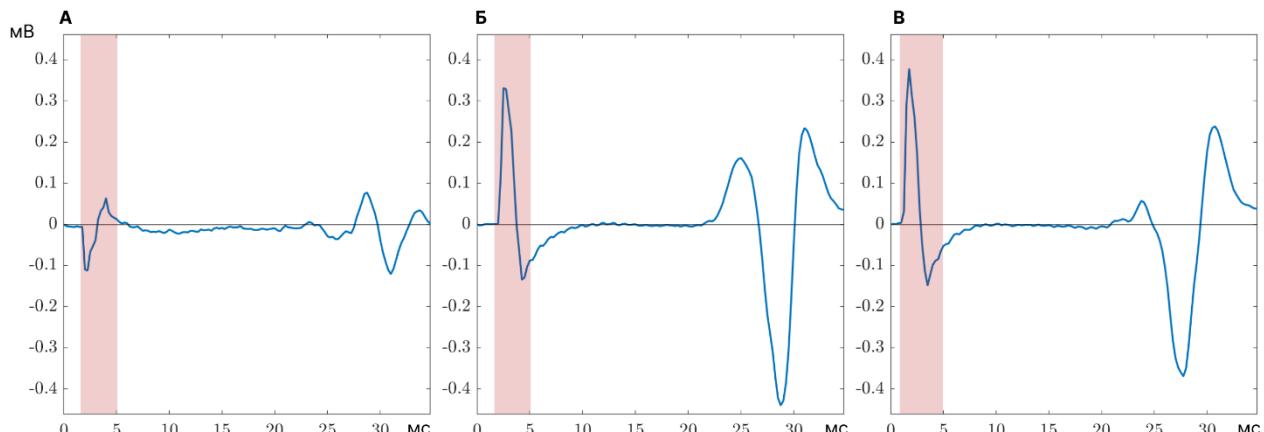


Рисунок 2.4. Индивидуальные вызванные потенциалы, зарегистрированные на m. gastrocnemius), при стимуляции одиночными импульсами на уровне L1-L2 **A** – слева (левый gastrocnemius), интенсивность 50 mA, **Б** – по средней линии между остистыми отростками (правый gastrocnemius), интенсивность 45 mA, **В** – справа (правый gastrocnemius), интенсивность 60 mA; красным выделен артефакт стимуляции.

Ранее в исследовании со здоровыми участниками было показано, что ЧССМ с заполненными импульсами при интенсивности 50-60% от моторного порога повышает кортикоспинальную возбудимость (Massey, 2024). Таким образом, применение ЧССМ с заполненными импульсами на подпороговых уровнях интенсивности, максимально допустимых без возникновения дискомфорта, является обоснованным подходом, позволяющим одновременно обеспечить толерантность к воздействию и эффективную активацию нейронных спинальных и супраспинальных сетей.

2.2.2 Модуляция спинальных сетей на уровне L1-L2 поясничных позвонков

Три параметра ЦД достоверно различались между участниками ПЗ и ПН в контроле (Таблица 2.4). Площадь эллипса, разброс вдоль фронтальной и сагиттальной оси были примерно в 2.5 ($p = 0.01$) в 1.9 ($p = 0.02$) и в 1.3 раза ($p = 0.03$) выше у ПЗ участников, чем у ПН участников, соответственно. Эти результаты показывают, что отсутствие зрительных и слуховых ориентиров служат дестабилизирующими факторами для ПЗ испытуемых, но не для ПН.

Таблица 2.4. Показатели ЦД в контроле для ПЗ и ПН испытуемых. N – количество тестов. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

Испытуемые	Площадь эллипса, мм ²	Разброс _{фр} , мм	Разброс _{саг} , мм
ПЗ (N = 16)	151 [86; 231] [*]	3.1 [2.0; 3.7] [*]	3.1 [2.3; 4.0] [*]
ПН (N = 16)	56 [46; 102]	1.6 [1.6; 2.6]	2.4 [2.1; 2.7]
Все (N = 32)	93 [50; 148]	2.2 [1.6; 3.2]	2.6 [2.1; 3.3]

разброс_{фр} – разброс положения ЦД вдоль фронтальной оси, разброс_{саг} – разброс положения ЦД вдоль сагиттальной оси; ^{*}p < 0.05 относительно группы ПН.

Интенсивность тока при ЧССМ варьировалась от 10 до 57 мА. Значимых различий между участниками групп ПЗ и ПН не наблюдалось (Таблица 2.5, p > 0.05).

Таблица 2.5. Интенсивность тока при ЧССМ на уровне L1-L2 позвонков. Слева – левый дорсальный корешок, центр – центр между остистыми отростками, справа – правый дорсальный корешок. n – количество испытуемых. Среднее значение ± стандартное отклонение.

Испытуемые	Слева, мА	Центр, мА	Справа, мА
ПЗ (n = 8)	21 ± 6	26 ± 13	21 ± 6
ПН (n = 8)	20 ± 11	22 ± 12	19 ± 10
Все (n = 16)	20 ± 11	24 ± 12	20 ± 10

Примеры траекторий ЦД участников групп ПЗ и ПН в четырёх экспериментальных условиях представлены на рисунке 2.5. Увеличение площади эллипса при стимуляции левого дорсального корешка и при центральной стимуляции относительно контроля без стимуляции отчётливо видно у ПЗ испытуемого. Этот эффект отсутствовал в группе ПН.

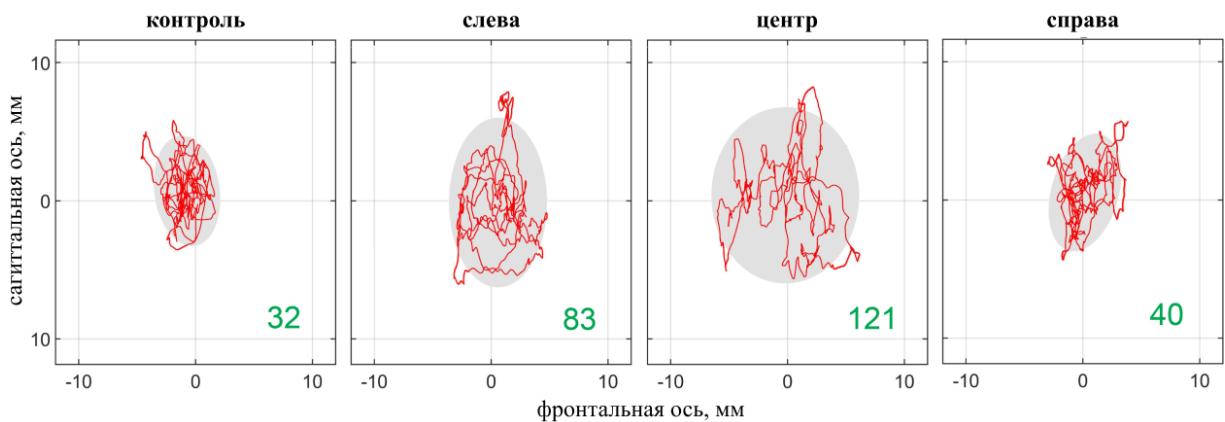
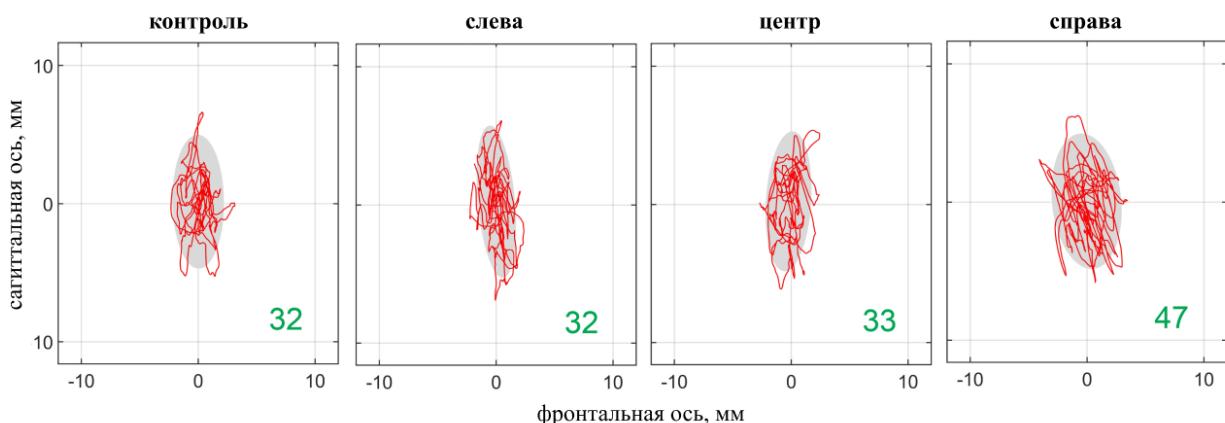
А. ПОЛЕЗАВИСИМЫЙ ИСПЫТУЕМЫЙ**Б. ПОЛЕНЕЗАВИСИМЫЙ ИСПЫТУЕМЫЙ**

Рисунок 2.5. Индивидуальные траектории центра давления А – ПЗ и Б – ПН испытуемых; анализируемый период – 30 с. Графики с обозначениями «контроль», «слева», «центр» и «справа» отображают траектории, зарегистрированные без ЧССМ, при ЧССМ левого дорсального корешка, по центру между остистыми отростками и правого дорсального корешка, соответственно. Значение площади эллипса отмечено зелёным цветом (мм^2).

При ЧССМ левого дорсального корешка на уровне позвонков L1-L2 произошло достоверное увеличение площади эллипса на 23% ($p = 0.01$) у всех испытуемых и на 30% ($p = 0.02$) у ПЗ испытуемых (Рис. 2.6) (Таблица 2.6), а также на 18% ($p = 0.02$) увеличился разброс вдоль фронтальной оси только у ПЗ испытуемых в сравнении с контрольным условием. Никаких достоверных различий не зарегистрировано в группе ПН.

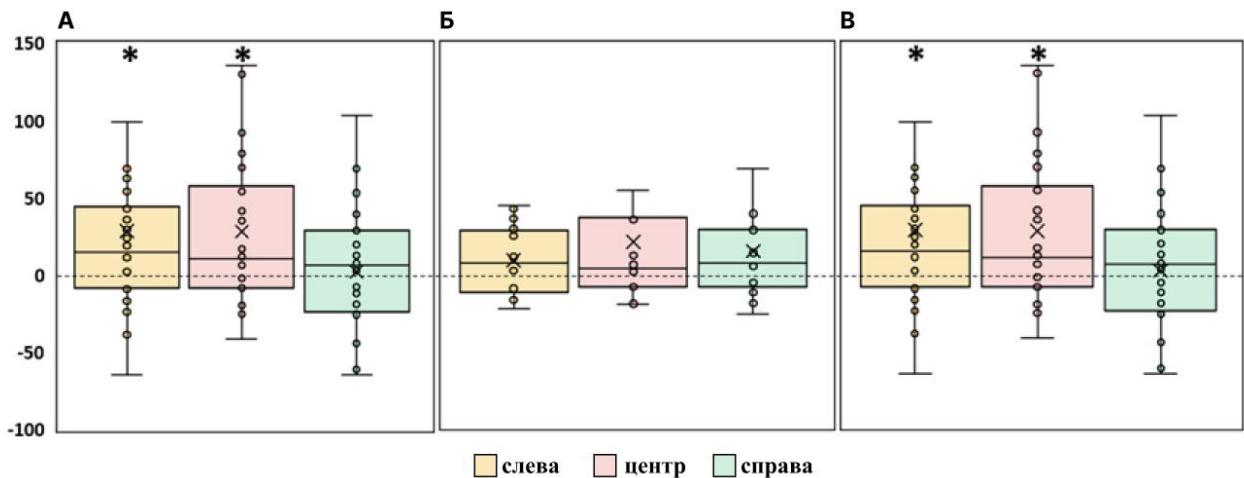


Рисунок 2.6. Различия в площади эллипса между экспериментальными и контрольными условиями, в мм^2 . Выбросы, лежащие либо ниже нижней линии «усов», либо выше верхней линии «усов», не показаны. **A** – ПЗ участники; **Б** – ПН участники; **В** – все участники; Слева – ЧССМ на уровне левого дорсального корешка, Центр – ЧССМ между остистыми отростками, Справа – ЧССМ на уровне правого дорсального корешка; * $p < 0.05$ по сравнению с контролем.

Таблица 2.6. Показатели ЦД в зависимости от сенсорно-когнитивного стиля и экспериментального условия. N – количество тестов. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

Группа	Контроль	Слева	Центр	Справа
Площадь эллипса, мм^2				
ПЗ (N=16)	151 [86; 231]	153 [81; 367] [*]	142 [113; 192] [*]	122 [77; 169]
ПН (N=16)	56 [46; 102]	73 [44; 101]	66 [45; 98]	76 [45; 92]
Все (N=32)	93 [50; 148]	90 [65; 176] [*]	101 [66; 174] [*]	85 [67; 147]
Разброс вдоль фронтальной оси, мм				
ПЗ (N=16)	3.1 [2.0; 3.7]	3.2 [1.9; 4.8] [*]	3.1 [2.5; 3.9]	2.4 [2.2; 3.2]
ПН (N=16)	1.6 [1.6; 2.6]	1.8 [1.5; 2.2]	1.7 [1.4; 2.3]	1.9 [1.4; 2.3]
Все (N=32)	2.2 [1.6; 3.2]	2.1 [1.7; 3.5]	2.4 [1.6; 3.6]	2.2 [1.7; 3.0]
Разброс вдоль сагиттальной оси, мм				
ПЗ (N=16)	3.1 [2.3; 4.0]	3.4 [2.8; 5.5]	3.3 [3.1; 4.2] [*]	3.2 [2.7; 4.0]
ПН (N=16)	2.4 [2.1; 2.7]	2.9 [2.1; 3.3]	2.8 [2.1; 3.3]	2.6 [2.3; 3.0]
Все (N=32)	2.6 [2.1; 3.3]	3.1 [2.5; 3.9]	3.2 [2.5; 3.6] [*]	2.8 [2.5; 3.6]

* $p < 0.05$ в сравнении с контролем

При ЧССМ по центру также увеличилась площадь эллипса на 27% ($p = 0.02$) у всех участников и на 30% ($p = 0.04$) у ПЗ испытуемых, также на 15% ($p = 0.01$) увеличился разброс вдоль сагиттальной оси за счёт увеличения значения этого параметра у ПЗ испытуемых на 18% ($p = 0.02$) (Таблица 2.6). Показатели ЦД не отреагировали на центральную стимуляцию в группе ПН.

При ЧССМ правого дорсального корешка не произошло достоверных изменений ни в общей группе, ни в группах ПЗ и ПН (Таблица 2.6).

Таким образом, группы ПЗ и ПН достоверно отличаются в условиях ограничения сенсорной информации, а применение ЧССМ в проекции левого дорсального корешка СМ и по центру между остистыми отростками L1-L2 позвонков ведёт к увеличению постуральных колебаний только у ПЗ испытуемых. Ранее было показано, что во время ходьбы стимуляция на уровне корешков L1-L2 в фазе опоры увеличивает коактивацию мышц голени в пределах 5% (Moshonkina et al., 2021). Полученные нами данные во время спокойной вертикальной стойки позволяют предположить, что L1-L2 стимуляция привела к увеличению жесткости голеностопного сустава за счёт увеличения коактивации мышц голени (Latash et al., 2018). При увеличении жесткости голеностопного сустава ПЗ испытуемые, стабилизирующие себя преимущественно за счёт фиксации туловища и/или таза, могли испытать дестабилизирующий постуральный эффект сходный с эффектом при механической стабилизации суставов (Freitas et al., 2009). В свою очередь, у ПН испытуемых наблюдается мультисегментарная стратегия стабилизации (Isableu et al., 2003), и предполагаемая фиксация голеностопного сустава могла компенсироваться за счёт противофазных движений в других сегментах.

2.2.3 Модуляция спинальных сетей на уровне T11-T12 грудных позвонков

Группы ПЗ и ПН не отличались по ИМТ ($p = 0.21$) и по возрасту ($p = 0.77$). Анализ показателей ЦД в контроле выявил больше колебаний вдоль сагиттальной оси у ПЗ испытуемых в сравнении с ПН. Показатель длины траектории ЦД вдоль сагиттальной оси был значительно выше в группе ПЗ ($p = 0.01$) (Таблица 2.7).

Таблица 2.7. Показатели ЦД в контроле для ПЗ и ПН испытуемых. N – количество тестов. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль]. Среднее значение ± стандартное отклонение.

Испытуемые	Длина _{саг} , мм	Длина _{афр} , мм
ПЗ (N = 18)	263 [160; 313]*	178 ± 46 [#]
ПН (N = 18)	161 [144; 249]	109 [76; 196]
Все (N = 36)	243 [161; 294]	156 ± 53

длина_{афр} – длина траектории ЦД вдоль фронтальной оси, длина_{саг} – длина траектории ЦД вдоль сагиттальной оси; * $p < 0.05$ относительно группы ПН; $p = 0.06$ относительно группы ПН.

Интенсивность тока при ЧССМ варьировала от 12 до 55 мА. Значимых различий между участниками групп ПЗ и ПН не наблюдалось (Табл. 2.8). Корреляционный анализ по Спирмену не выявил значимых связей между показателями ЦД в условиях стимуляции и интенсивностью тока, а также между сенсорно-когнитивным стилем и интенсивностью тока ($r \leq 0.5$; $p > 0.05$). Кроме того, не было обнаружено значимой корреляции между показателями ЦД во всех экспериментальных условиях и фактором ведущей ноги ($r \leq 0.5$; $p > 0.05$).

Таблица 2.8. Интенсивность тока при ЧССМ на уровне Т11-Т12 позвонков. Слева – левый дорсальный корешок, центр – центр между остистыми отростками, справа – правый дорсальный корешок. n – количество испытуемых. Среднее значение ± стандартное отклонение.

Испытуемые	Слева, мА	Центр, мА	Справа, мА
ПЗ (n = 9)	26 ± 9	30 ± 9	26 ± 9
ПН (n = 9)	30 ± 13	32 ± 14	29 ± 13
Все (n = 18)	28 ± 11	31 ± 12	27 ± 11

При ЧССМ левого дорсального корешка СМ на 23% ($p = 0.06$) в виде тенденции уменьшилась площадь эллипса (Рис. 2.7) и на 13% ($p = 0.07$) длина траектории ЦД вдоль сагиттальной оси (Таблица 2.9). Значимое уменьшение данных показателей произошло в группе ПЗ, площадь эллипса уменьшилась на 27% ($p = 0.01$), а длина траектории ЦД вдоль сагиттальной оси на 15% ($p = 0.02$). В группе ПН не произошло достоверных изменений по этим двум показателям.

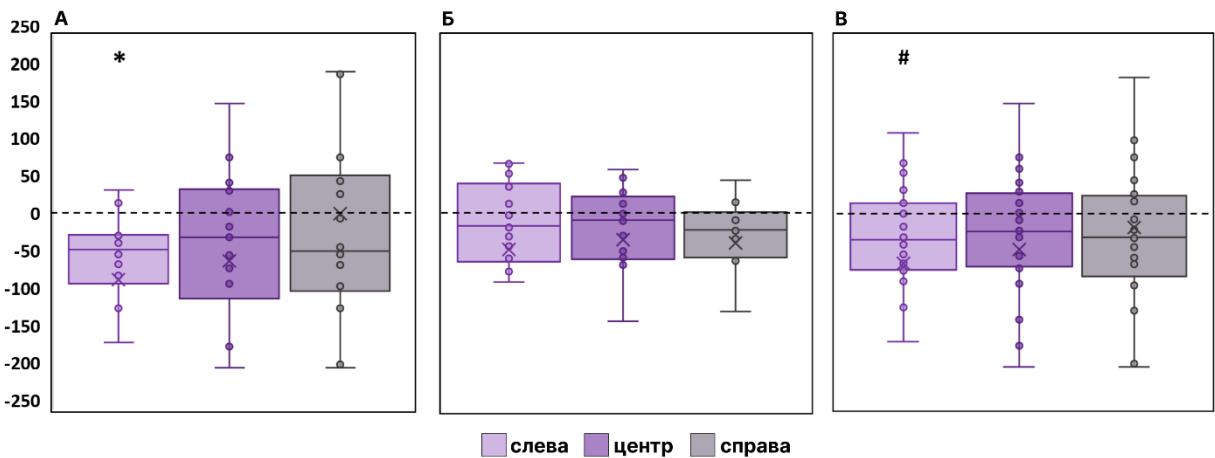


Рисунок 2.7. Различия в площади эллипса между экспериментальными и контрольными условиями, в мм^2 . Выбросы, лежащие либо ниже нижней линии «усов», либо выше верхней линии «усов», не показаны. **(А)** ПЗ участники; **(Б)** ПН участники; **(В)** все участники; Слева – ЧССМ на уровне левого дорсального 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.

Таблица 2.9. Показатели ЦД в зависимости от сенсорно-когнитивного стиля и экспериментального условия. N – количество тестов. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

Группа	Контроль	Слева	Центр	Справа
Площадь эллипса, мм^2				
ПЗ (N=18)	187 [51; 346]	136 [42; 201]*	164 [57; 300]	143 [43; 353]
ПН (N=18)	144 [67; 205]	131 [76; 193]	95 [78; 230]	112 [47; 225]
Все (N=38)	172 [76; 248]	131 [83; 198] [#]	152 [82; 247]	132 [57; 277]
Длина траектории ЦД вдоль фронтальной оси, мм				
ПЗ (N=18)	178 ± 46	141 [97; 199]	128 [100; 183]*	153 [107; 193]
ПН (N=18)	109 [76; 196]	136 ± 62	98 [71; 223]	130 [64; 203]
Все (N=38)	156 ± 53	149 ± 45	124 [96; 196] [#]	151 ± 53
Длина траектории ЦД вдоль сагиттальной оси, мм				
ПЗ (N=18)	263 [160; 313]	222 [160; 266]*	240 [132; 271]	249 [146; 284]
ПН (N=18)	161 [144; 249]	165 [145; 248]	165 [135; 247]	164 [127; 256]
Все (N=38)	243 [161; 294]	210 [164; 261] [#]	220 [164; 267]	224 [151; 284]

* $p<0.05$ в сравнении с контролем; [#] $p<0.01$ в сравнении с контролем

При ЧССМ по средней линии позвоночника длина траектории ЦД уменьшилась вдоль фронтальной и сагиттальной оси в виде тенденции на 13% ($p = 0.09$ и $p = 0.07$, соответственно) у всех участников, а также на 28% ($p = 0.02$) и на 15% ($p = 0.02$) у ПЗ испытуемых (Таблица 2.9) в сравнении с контрольными

значениями. Длина траектории ЦД не изменилась при центральной стимуляции в группе ПН.

Стимуляция правого дорсального корешка СМ не привела к достоверным изменениям ни в общей группе, ни в подгруппах ПЗ и ПН (Табл. 2.9).

Таким образом, ЧССМ на уровне Т11-Т12 грудных позвонков значимо стабилизировала вертикальную позу в подгруппе ПЗ испытуемых. ЧССМ не влияла на параметры ЦД в подгруппе ПН участников.

Полученный эффект можно объяснить активацией сгибателей бедра, способствующей стабилизации тазобедренных суставов и фиксации туловища у ПЗ испытуемых. Увеличение активности мышц бедра наблюдают при тазобедренной стратегии поддержания вертикальной позы (рис. 1.3).

В исследованиях (Krenn et al., 2013; Sayenko et al., 2015) было показано, что ЧССМ одиночными импульсами на уровне поясничного утолщения СМ избирательно активирует сенсорные и двигательные волокна в зависимости от сегмента стимуляции. В частности, стимуляция на уровне позвонков Т10–L1 вызывала выраженные двигательные ответы со стороны *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris*, тогда как стимуляция на уровне L1–L2 активировала дистальные мышцы голени, включая *m. tibialis anterior* и *m. gastrocnemius* (Sayenko et al., 2015).

Кроме того, было показано, что ритмическая стимуляция заполненными импульсами (10 кГц) на уровнях Т11–Т12 и L1–L2 позвонков (30 и 15 Гц, соответственно) оказывает дифференциальный нейромодуляторный эффект за счёт вовлечения различных популяций мотонейронов посредством активации сегмент-специфических сенсорных входов и интернейронных связей (Gerasimenko et al., 2017).

Полученные результаты демонстрируют зависимость стратегии спинальной регуляции постурального контроля у человека от сенсорно-когнитивного стиля. Мы предполагаем, что в условиях отсутствия зрительной и слуховой информации и при когнитивном отвлечении, которое может подавлять

произвольную (супраспинальную) постуральную регуляцию (Pitts, Bhatt, 2023), ПЗ испытуемые реагируют на спинальную модуляцию, стабилизируя туловище. В то же время ПН участники, вероятно, прибегают к мультисегментарной стратегии, эффективно компенсируя воздействие стимуляции за счёт межсегментарной координации.

2.2.4 Выбор аффективных дестабилизирующих звуковых сигналов

Выраженные изменения постуральной стабильности были выявлены при звуковой стимуляции длительными сигналами без пауз, когда источники звука находились справа и сзади от испытуемого. При предъявлении звукового стимула справа наблюдалось увеличение длины, скорости и разброса стабилограммы по сагиттальной оси на 8%, 8% и 17% соответственно ($p < 0.01$), а также тенденция к увеличению разброса на 12.5% по фронтальной оси ($p = 0.09$) (Рис. 2.8). При стимуляции сзади также наблюдалось увеличение тех же показателей по сагиттальной оси на 8–11% ($p < 0.05$). В случае звуковой стимуляции спереди достоверно увеличивались длина и скорость по фронтальной оси на 8–9% ($p < 0.05$), а также разброс по сагиттальной оси на 11% ($p = 0.03$). Звуки, подаваемые слева, не вызывали значимых изменений.

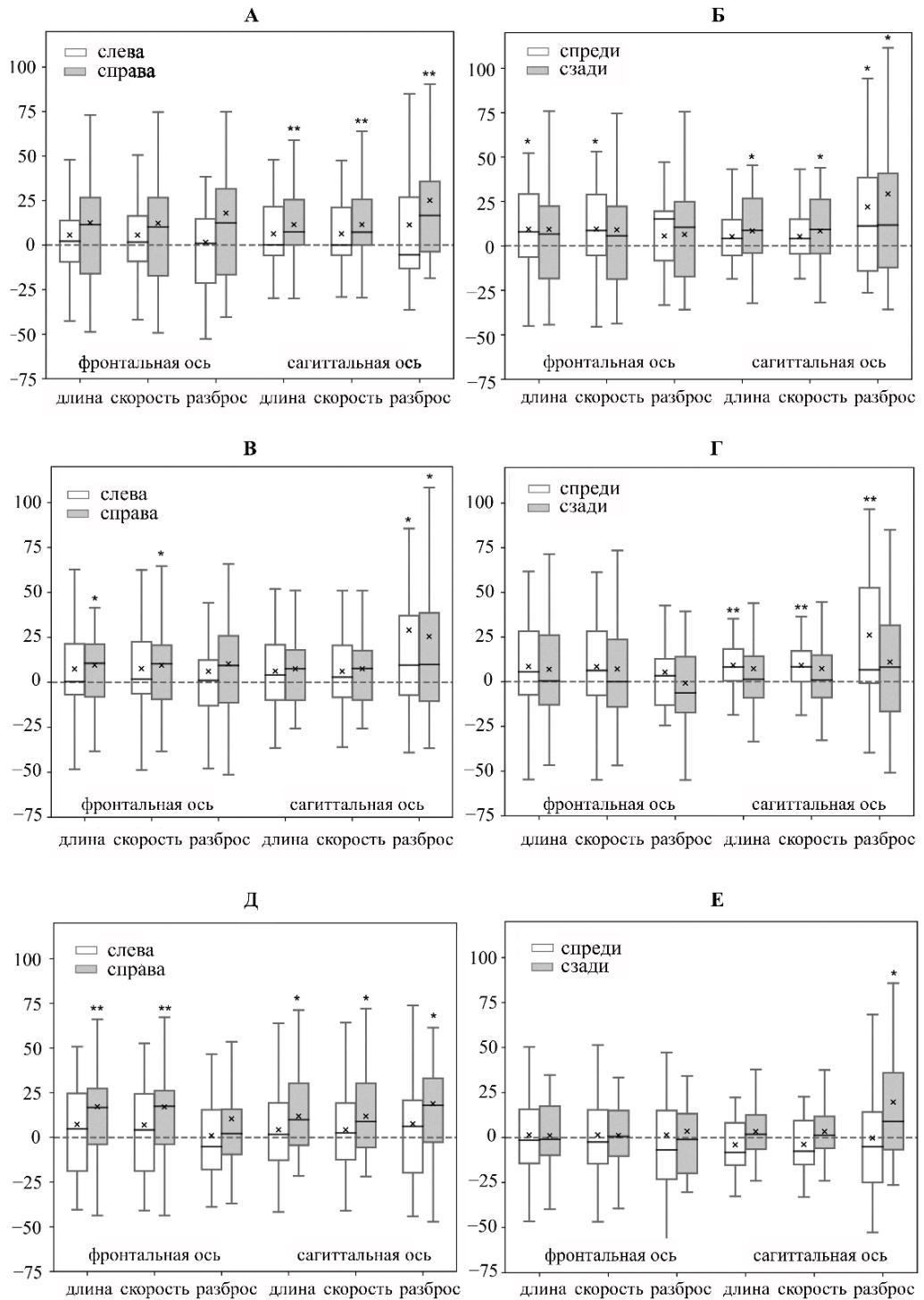


Рисунок 2.8. Изменения длины траектории, скорости и разброса центра давления под воздействием аффективных звуковых сигналов по сравнению с контрольными условиями (в % относительно тишины). **А, Б** – стимуляция длительными сигналами без пауз; **В, Г** – стимуляция длительными сигналами с паузами; **Д, Е** – стимуляция короткими сигналами с паузами. Графики слева (А, В, Д) отражают изменения показателей при стимуляции слева и справа, справа (Б, Г, Д) – при стимуляции спреди и сзади. ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

Добавление пауз к длительным звукам ослабляло выраженность постуральных реакций, однако достоверные изменения всё ещё наблюдались при стимуляции справа и спереди. При подаче звуков справа увеличивались длина и скорость по фронтальной оси (на 11% и 10%, $p = 0.04$), а также разброс по сагиттальной оси (на 10%, $p = 0.03$) (Рис. 2.8). При стимуляции спереди достоверно возрастали длина и скорость по сагиттальной оси на 8% ($p < 0.01$). Звуки, подаваемые слева, вызывали увеличение разброса по сагиттальной оси (на 10%, $p = 0.03$).

При стимуляции короткими эмоционально значимыми сигналами наиболее выраженный эффект отмечался при подаче звуков справа: по фронтальной оси длина и скорость увеличивались на 17% ($p = 0.002$), а по сагиттальной оси – длина на 10%, скорость на 9%, и разброс на 18% ($p < 0.02$) (Рис. 2.8). При этом стимуляция слева и спереди не вызывала значимых изменений, за исключением увеличения разброса по сагиттальной оси на 9% при подаче звуков сзади ($p = 0.009$).

Таким образом, 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). Данный методологический подход соответствует ранее проведённым исследованиям в области постурального контроля, где преимущественно использовалась длительная или ритмичная звуковая стимуляция (Soames, Raper, 1992; Siedlecka, 2015).

2.2.5 Модуляция активности спинальных сетей при дестабилизации позы звуковыми сигналами

К исследованию были привлечены только ПЗ участники (коэффициент по тесту Готтшальдта < 2.5), так как стабилометрическое исследование только у этих испытуемых показало влияние ЧССМ на вертикальную устойчивость. Средний балл испытуемых по тесту Готтшальдта составил 1.6 ± 0.3 , что говорит о выраженной степени полезависимости среди испытуемых.

Интенсивность тока при ЧССМ варьировалась от 13 до 57 мА (Таблица 2.10).

Таблица 2.10. Интенсивность тока при ЧССМ на уровне T11-T12 и L1-L2 позвонков. Слева – левый дорсальный корешок, центр – центр между остистыми отростками. Среднее значение \pm стандартное отклонение.

T11 слева, мА	T11 центр, мА	L1 слева, мА	L1 центр, мА
34 ± 8	31 ± 8	32 ± 8	28 ± 8

Для объединения результатов стимуляции, полученных в сериях Т11 и L1, мы предварительно сравнили параметры, зарегистрированные в контрольных условиях (без стимуляции) для каждой серии. Для всех параметров ЦД, за исключением одного, значимых различий между сериями Т11 и L1 выявлено не было. Скорость по сагиттальной оси в контрольных условиях демонстрировала тенденцию к различиям ($p = 0.055$). В связи с этим для данного показателя результаты стимуляции из двух серий не объединялись.

Сравнение записей с ЧССМ слева на уровне позвонков Т11–T12 с контролем выявило достоверное снижение длины траектории ЦД и скорости по фронтальной оси на 9% ($p = 0.03$ и $p = 0.02$, соответственно) (Таблица 2.11, Рис. 2.8). При стимуляции по центру на том же уровне наблюдалась тенденция к увеличению длины траектории ЦД по сагиттальной оси на 11% по сравнению с контролем ($p = 0.05$). Таким образом, стимуляция на уровне Т11–T12 способствовала стабилизации вертикальной позы во фронтальной плоскости. Стимуляция как слева, так и по средней линии на уровне позвонков L1–L2 не

выявила достоверных отличий от контрольных условий (Таблица 2.11, Рисунок 2.9).

Таблица 2.11. Показатели ЦД в контроле и при ЧССМ. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

Контроль	T11 слева	T11 центр	L1 слева	L1 центр
Длина траектории ЦД вдоль фронтальной оси, мм				
158 [123;230]	140 [111;207]*	153 [116;192]	159 [113;194]	148 [115;201]
Линейная скорость вдоль фронтальной оси, мм/сек				
5.2 [4;7.5]	4.6 [3.6;6.8]*	4.9 [3.7;6.2]	5.2 [3.6;6.4]	4.7 [3.8;6.6]
Длина траектории ЦД вдоль сагиттальной оси, мм				
222 [165;290]	209 [153;256]	215 [172;289] [#]	223 [166;271]	210 [151;285]

* $p < 0.05$; [#] $p = 0.05$ в сравнении с контролем

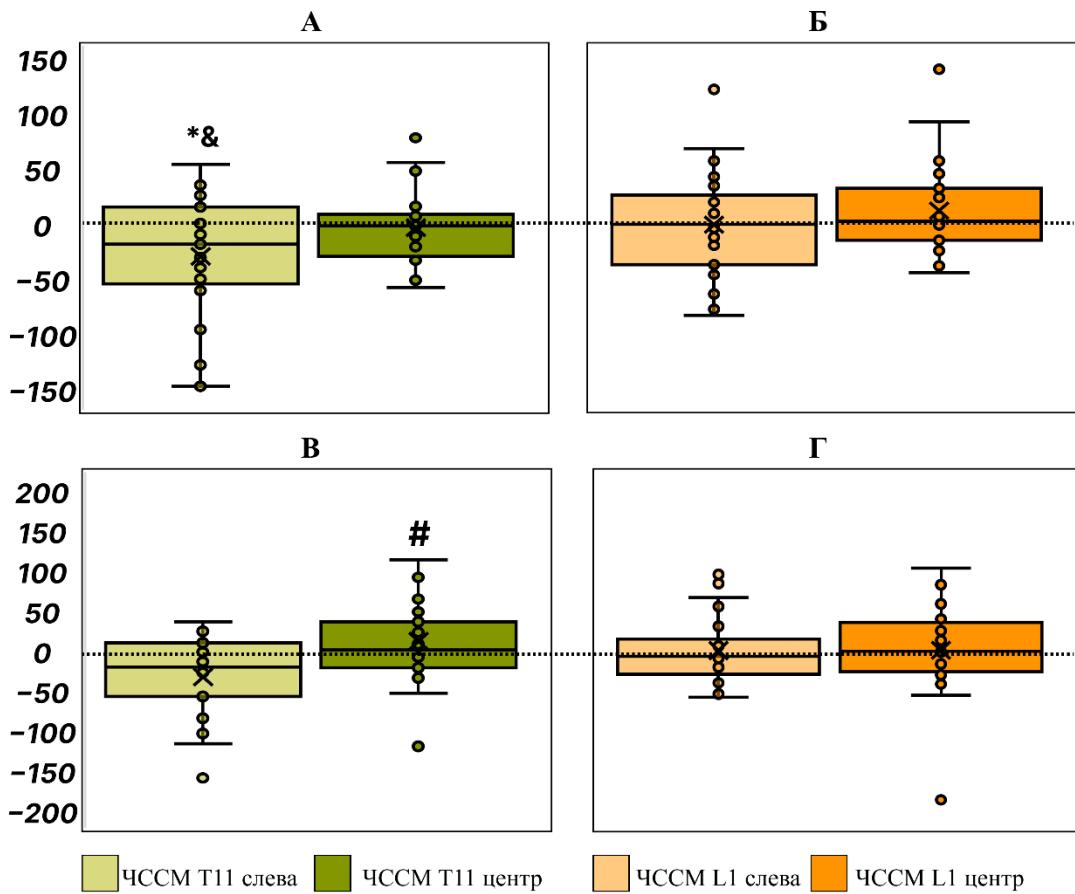


Рисунок 2.9. Различия в длине траектории ЦД во фронтальной оси между записями с ЧССМ и контролем. **А –** ЧССМ на уровне Т11–Т12 позвонков (мм); **Б –** ЧССМ на уровне Л1–Л2 позвонков. Различия в длине траектории ЦД в сагиттальной оси между записями с ЧССМ и контролем (мм). **В –** ЧССМ на уровне Т11–Т12 позвонков; **Г –** ЧССМ на уровне Л1–Л2 позвонков. * $p < 0.05$; # $p = 0.05$; & – достоверное различие по показателю линейной скорости ($p < 0.05$).

По сравнению с контролем звуковая стимуляция с левой стороны вызвала достоверное увеличение длины траектории ЦД и линейной скорости вдоль фронтальной оси на 13% и на 11%, соответственно ($p < 0.001$) (Таблица 2.12, Рис. 2.10). Кроме того, при звуковой стимуляции слева отмечено достоверное увеличение длины траектории ЦД по сагиттальной оси на 10% ($p = 0.03$) по сравнению с контролем. Таким образом, звуковая стимуляция с левой стороны значительно дестабилизировала вертикальную позу. При сравнении параметров ЦД в условиях звуковой стимуляции справа с контрольными значимых различий не выявлено (Таблица 2.12, Рис. 2.10).

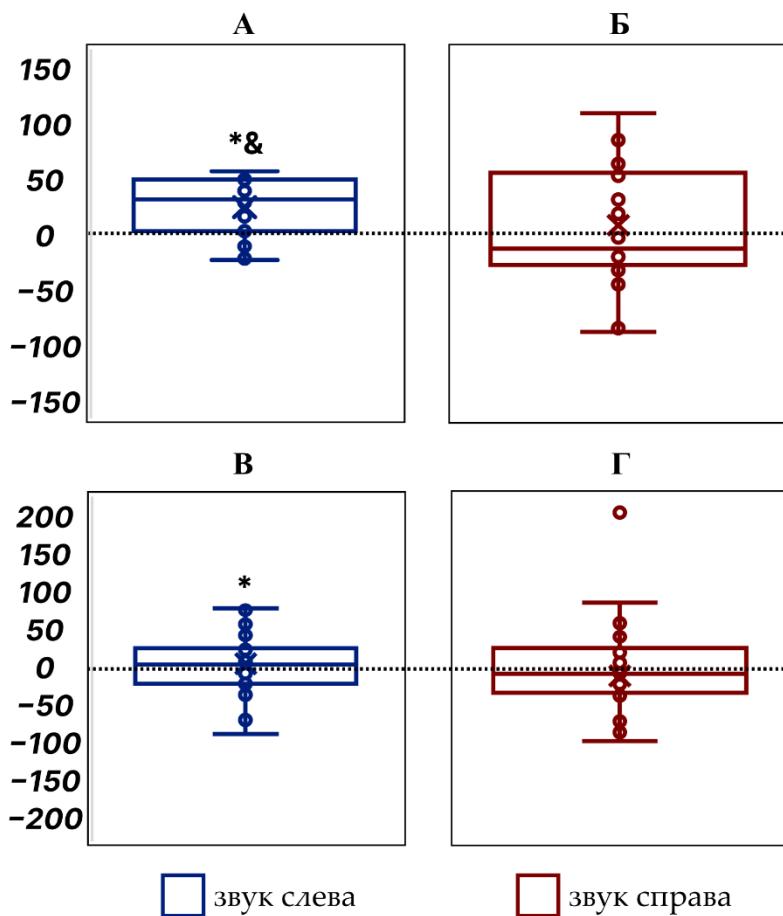


Рисунок 2.10. Различия в длине траектории ЦД во фронтальной оси между записями со звуковой стимуляцией и контролем (мм): **А** – звук слева; **Б** – звук справа. Различия в длине траектории ЦД в сагиттальной оси между записями со звуковой стимуляцией и контролем (мм): **В** – звук слева; **Г** – звук справа.* $p < 0.05$; & – достоверное различие по показателю линейной скорости ($p < 0.05$).

Таблица 2.12. Показатели длины траектории ЦД при звуковой стимуляции. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

Фронтальная ось			
Длина,мм		Скорость, мм/сек	
<i>Звуки слева</i>	<i>Звуки справа</i>	<i>Звуки слева</i>	<i>Звуки справа</i>
173 [145;243]*	154 [106;203]	5.7 [4.8;7.9]*	5.1 [3.5;6.5]
Сагиттальная ось			
<i>Звуки слева</i>	<i>Звуки справа</i>		
216 [170;289]*	202 [158;263]		

* $p < 0.05$ в сравнении с контролем из таблицы 2.11

По сравнению со звуковой стимуляцией слева, сочетанная стимуляция слева на уровне T11–T12 позвонков (ЧССМ левого дорсального корешка и звуки слева) приводила к достоверному снижению длины траектории ЦД и скорости по фронтальной оси на 11% ($p < 0.01$) (Рис. 2.11А). При сочетанной стимуляции по центру на уровне T11–T12 позвонков в сочетании со звуками слева наблюдалось ещё более выраженное снижение длины траектории ЦД и линейной скорости по фронтальной оси – на 14% ($p = 0.001$) (Рис. 2.11А) При сочетании ЧССМ на уровне L1–L2 позвонков (слева и по центру) с подачей звуков слева достоверных изменений длины траектории ЦД и линейной скорости вдоль фронтальной и сагиттальной оси по сравнению со звуковой стимуляцией не наблюдалось (Рис. 2.11Б).

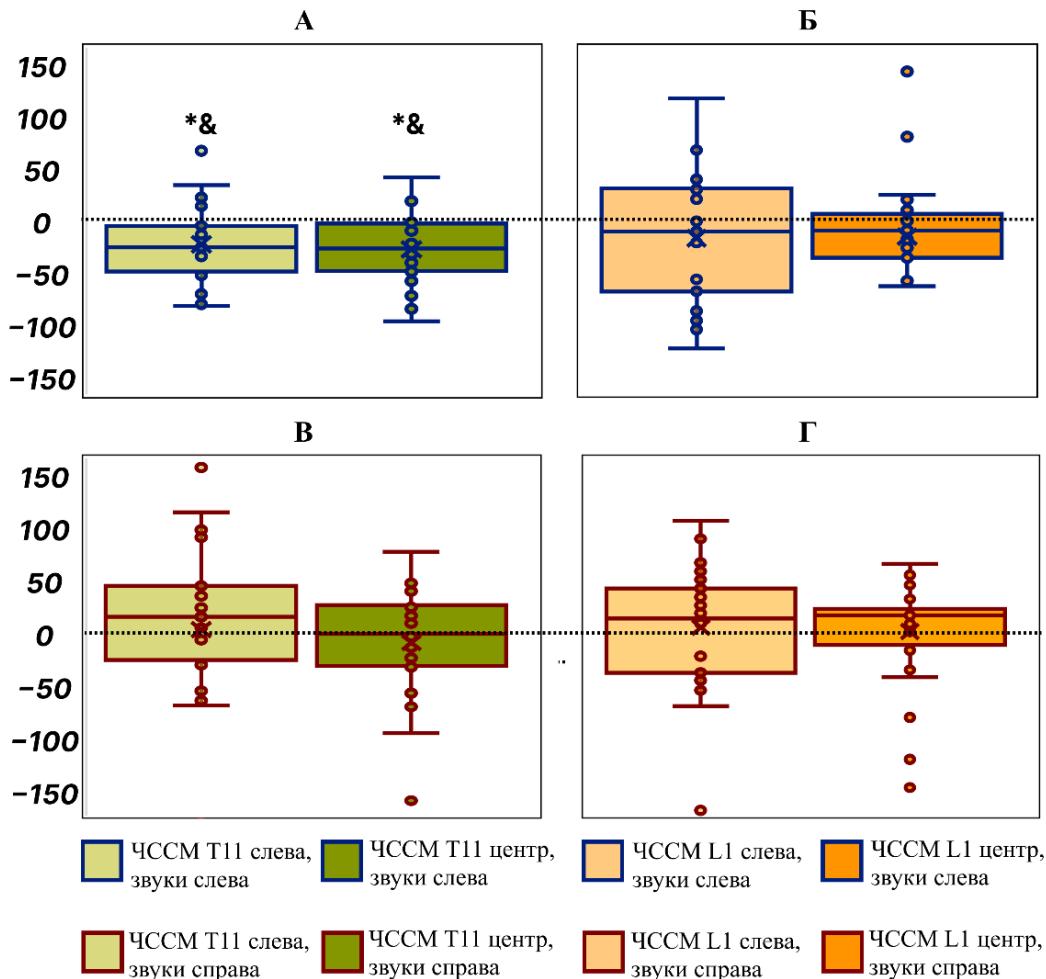


Рисунок 2.11. Различия в длине траектории ЦД по фронтальной оси между записями с сочетанной стимуляцией (ЧССМ + звуки) и записями только со звуковой стимуляцией (в мм): А – ЧССМ на уровне Т11–Т12 позвонков + звуковая стимуляция слева относительно звуков слева; Б – ЧССМ на уровне Л1–Л2 позвонков + звуковая стимуляция слева относительно звуков слева; В – ЧССМ на уровне Т11–Т12 позвонков + звуковая стимуляция справа относительно звуков справа; Г – ЧССМ на уровне Л1–Л2 позвонков + звуковая стимуляция справа относительно звуков справа; * $p < 0.05$; & – достоверное различие по показателю линейной скорости ($p < 0.05$).

Сочетание ЧССМ на уровне Т11–Т12 позвонков (как по левой стороне, так и по средней линии) со звуками справа не привело к достоверным различиям по сравнению со звуковой стимуляцией справа (Рис. 2.11В). По сравнению со звуковой стимуляцией справа, сочетание ЧССМ на уровне Л1–Л2 позвонков со звуками справа также не привело к значимым изменениям показателей длины и скорости вдоль фронтальной и сагиттальной оси (Рис. 2.11Г).

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.

Основной дестабилизирующий эффект наблюдался вдоль фронтальной оси при звуковой стимуляции слева. Как длина траектории ЦД, так и скорость вдоль фронтальной и сагиттальной осей значительно увеличились, что указывает на постуральное колебание, а не на реакцию замирания, при которой должны были произойти противоположные изменения — уменьшение длины траектории ЦД и скорости (Mainenti et al., 2007).

Ранее мы изучали влияние различных типов звуковых аффективных стимулов на спокойное стояние, используя длинные сигналы без пауз, длинные сигналы с паузами и короткие сигналы с паузами, исходящие из всех четырёх направлений (раздел 2.2.4). На основе этих результатов мы выбрали три длинных сигнала без пауз из динамиков, расположенных во фронтальной плоскости, для латеральной дестабилизации. Мы выбрали длинные звуковые стимулы продолжительностью 8 секунд, зная, что значительные нарушения, требующие регуляции всего тела, могут занимать до нескольких секунд для полной стабилизации, особенно когда задействованы несколько сенсорных систем (Duart et al., 2023). Это согласуется с исследованиями постурального контроля, в которых звуковая стимуляция была организована преимущественно с длинными или ритмическими стимулами (Soames, Raper, 1992; Siedlecka, 2015).

В данном исследовании мы наблюдали более выраженный дестабилизирующий эффект левой слуховой стимуляции преимущественно вдоль фронтальной оси. Этот эффект, вероятно, связан с постуральной

стратегией полезависимых испытуемых, которая была описана в ранее проведённом исследовании (Тимофеева и др., 2020). Было показано, что полезависимые и поленезависимые испытуемые используют различные постуральные стратегии, подобные реакции «бей или беги», при ожидании и реагировании на слуховые стимулы. Полезависимые участники демонстрируют значительное смещение в сторону от источника звука при его предъявлении, так называемая реакция «бегства». Не было получено значимых изменений при звуковой стимуляции справа, хотя на основе предыдущей работы (раздел 2.2.4) мы предполагали, что такой эффект будет. В нашем предыдущем исследовании с 33 молодыми участниками (3 мужчины, возраст 18–24 года) звуки справа значительно дестабилизировали позу при спокойном стоянии. Однако различия на основе сенсорно-когнитивного типа участников не рассматривались; поэтому этот значимый фактор не был включён в наше предыдущее исследование. Мы предполагаем, что результат в настоящем исследовании связан с выраженной полезависимостью участников и более старшим возрастом.

ЧССМ по средней линии и слева на уровне позвонков Т11–Т12, в сочетании со звуками слева, привели к значительному уменьшению длины траектории ЦД и скорости вдоль фронтальной оси по сравнению с изолированной звуковой стимуляцией (Рис. 2.11). То есть у испытуемых наблюдалось меньше латеральных колебаний, вызванных аффективными звуками. Таким образом, ЧССМ на уровне позвонков Т11–Т12 компенсирует дестабилизирующий эффект аффективной звуковой стимуляции.

Не было зарегистрировано значимых различий между ЧССМ на уровне позвонков L1–L2 и контрольными значениями (рисунок 2.9). Предыдущее исследование (раздел 2.2.2), проведённое без звуковой стимуляции, показало, что ЧССМ по средней линии и слева на уровне L1–L2 увеличили постуральные колебания. Мы связываем различие между этими исследованиями с различной экспериментальной преднастройкой – с ожиданием и без ожидания звуковой стимуляции. Комбинированная ЧССМ левых корешков СМ и по средней линии

на уровне позвонков L1–L2 со звуками также не повлияла на постуральные колебания по сравнению с изолированными звуками (Рис. 2.11). Таким образом, эффект стимуляции на уровне позвонков T11-T12 на позу, дестабилизированную аффективными звуками, отличался от эффекта на уровне позвонков L1-L2. Этот результат демонстрирует различные функции нейронных сетей, расположенных на соответствующих сегментах спинного мозга, в поддержании вертикального баланса при дестабилизирующих внешних стимулах. Исследования демонстрируют различные функции этих уровней в управлении локомоцией: на уровне позвонков T11–T12, соответствующем сегментам спинного мозга L2–L3, расположены нейронные сети, координирующие активность мышц-сгибателей, инициирующих локомоцию (модулированная фаза переноса); а на уровне позвонков L1–L2, соответствующем сегментам спинного мозга L4–L5, находятся сети, координирующие активность мышц-разгибателей (модулированная фаза опоры) (Gerasimenko et al., 2015; Moshonkina et al., 2021, Sharrard, 1964).

Настоящее исследование впервые показывает различные функциональные роли этих уровней в поддержании вертикальной позы у нормальных здоровых людей. Используя аффективные звуки для дестабилизации вертикальной позы, мы влияли на спинальные центры регуляции позы с супраспинального уровня. Предыдущие исследования вклада спинальных сетей, ответственных за регуляцию позы, либо исключали супраспинальный уровень, либо не разделяли спинальный и супраспинальный уровни при дестабилизации позы. Исследование П.Е. Мусиенко и коллег показало роль спинальных сетей на уровне сегмента L5 в поддержании массы тела. Исследование проводилось с использованием метода эпидуральной электрической стимуляции спинного мозга у децеребрированных кошек. Животные могли поддерживать равновесие тела при наклоне ленты беговой дорожки. Децеребрация использовалась специально для исключения вестибулярного, зрительного и любого супраспинального сенсорного входа (Musienko et al., 2012). В недавнем исследовании (Omofuma et al., 2024) изучали спинальную регуляцию вертикальной позы, применяя ЧССМ по средней линии

между позвонками L2–L3 одновременно с тестом на равновесие. Поза дестабилизировалась путём механического воздействия на участников в области туловища во время вертикального стояния. Острый эффект ЧССМ заключался в увеличении активности мышц ног при переднем возмущении, но это сопровождалось снижением показателей баланса в этом направлении. Такая механическая дестабилизация позы модулирует активность как спинального, так и супраспинального уровней постурального контроля (Omofuma et al., 2024).

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 поленезависимыми участниками подтвердят эти выводы.

Мы не использовали электромиографию из-за подавления сигнала в анаэхойдной камере. 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.

ГЛАВА 3. БИОМЕХАНИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ЧССМ НА ВЕРТИКАЛЬНУЮ ПОЗУ И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

Для изучения взаимодействия механизмов регуляции вертикальной позы и дыхания важно использование методов, которые позволяют регистрировать дыхательные движения без нарушения естественной стойки, то есть бесконтактными методами.

В настоящее время описано более десятка методик регистрации дыхания, включая как контактные, так и бесконтактные подходы (Ali et al., 2021). Контактные способы, такие как спирометрия и индуктивная пletизмография, могут снижать комфорт испытуемых и влиять на позу из-за необходимости использования масок, трубок, датчиков и кабелей. Бесконтактные методы, такие как инфракрасная термография, радарные и ультразвуковые системы позволяют регистрировать дыхание дистанционно, но их применение требует сложного оборудования и подвержено влиянию внешних шумов, что может снижать точность регистрации (Ali et al., 2021).

Одним из инструментов анализа дыхательного паттерна является оптоэлектронная пletизмография (ОЭП), при которой отражающие маркеры, закреплённые на поверхности туловища, используются для оценки дыхательных движений и при этом не требует использования масок или мундштуков, способных искажать параметры постурального контроля (Romagnoli et al., 2008). Показано, что при использовании 16 и менее маркеров метод сохраняет достаточную точность для оценки частоты дыхания и других параметров дыхательного цикла (Massaroni et al., 2021). Важно учитывать, что характер дыхательных движений существенно зависит от положения тела. Согласно данным мета-анализа, в положении сидя преимущественно усиливается экскурсия грудной клетки, тогда как в положении стоя сохраняется схожая динамика с активным участием рёберного дыхания (Sonpeayung et al., 2018).

Применение комплексного подхода, включающего синхронную регистрацию стабилометрии, электромиографии, кинематики сегментов тела и

дыхательных движений, позволяет проанализировать взаимодействия постуральных и дыхательных функций. Такой дизайн позволяет не только выявить закономерности модуляции позы при активации спинальных сетей методом ЧССМ, но и дифференцировать эффекты, связанные с дыхательной активностью и постуральной устойчивостью. В контексте спинальных механизмов регуляции позы это особенно актуально, так как активация спинальных сетей на уровне T11–T12 и L1–L2 позвонков, как было показано в главе 2, оказывает стабилизирующий и дестабилизирующий эффект на постуральную устойчивость, соответственно. Совмещение методов позволяет оценить диапазон модуляции постуральной и респираторной функций при неинвазивной стимуляции.

3.1 Материалы и методы

Для оценки влияния модуляции спинальных сетей на постуральный контроль и дыхательные движения было поставлено два исследования. Одно методическое, в рамках которого был разработан и апробирован метод ОЭП для бесконтактной регистрации дыхательных движений в положениях стоя и сидя. Этот метод был применён во втором исследовании, где проводили комплексную и одновременную оценку параметров постурального контроля и дыхания. Оба исследования были одобрены этическим комитетом Института физиологии им. И.П. Павлова РАН (Таблица 3.1). Все испытуемые подписали письменное информированное согласие на участие в исследованиях.

Таблица 3.1. Общая информация о двух поставленных исследованиях. Среднее значение \pm стандартное отклонение.

	Разработка метода ОЭП	Комплексное исследование
№ протокола Этического комитета	22-06 от 03.11.2022	24-01 от 29.03.2024
Число испытуемых (из них мужчин)	26 (11)	20 (11)
Число ПЗ\ ПН	Не определялось	11\ 9
Возраст, годы	33 ± 11	24 ± 4
Индекс массы тела, кг/м ²	24.4 ± 2.8	21.9 ± 1.9
Индекс Тиффно (%)	93 ± 7	91 ± 6
Доминирующая нога	Не определялось	правая
Локус стимуляции	-	L1-L2 и T11-T12 (центр)

Критериями отбора испытуемых были: возраст в пределах 18–35 лет, индекс массы тела (ИМТ) в диапазоне 18.5–24.9 кг/м², 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. Все испытуемые на день эксперимента считали себя здоровыми.

Оптоэлектронная плеотизмография

В первом 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 Oqus 500+, частота 100 Гц). Синхронизация со спирометрией обеспечивалась внешним триггером. Для регистрации дыхательных движений 14 маркеров (Qualisys, Ø 12 мм) помещали на туловище (Рис 3.1). Проводили одновременную регистрацию спирометрии и ОЭП в положениях сидя и стоя. Каждое положение сохранялось 100 секунд, дыхание оставалось спонтанным и естественным.

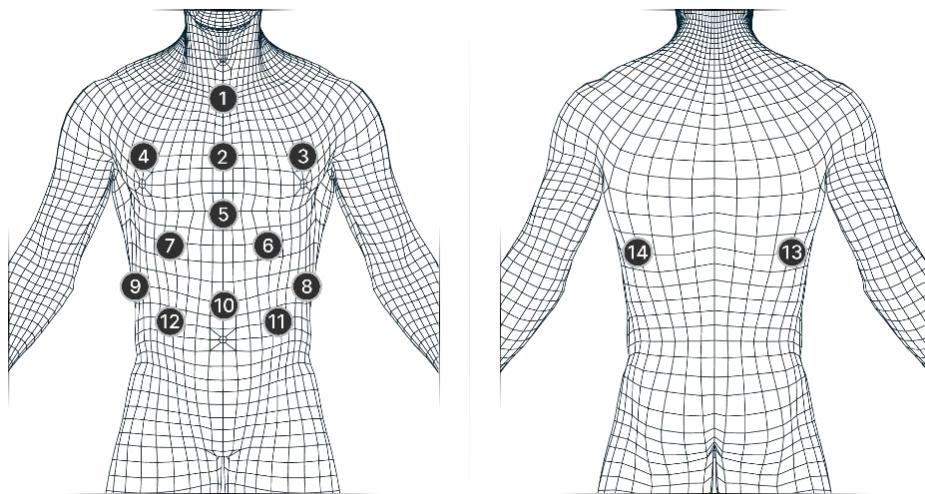


Рисунок 3.1. Расположение 12 светоотражающих маркеров спереди и 2 маркера сзади для регистрации дыхательных движений методом ОЭП (слева и справа, соответственно).

Обработка данных

Данные обрабатывались в MATLAB 2022b. Реализованы два алгоритма построения дыхательных кривых:

1. Метод суммации – вычисление суммы координат и расстояний маркеров, сгруппированных по грудной и абдоминальной областям.
2. Метод треугольников – расчёт площади треугольников, образованных выбранными маркерами в грудной и абдоминальной зонах (с использованием формулы Герона).

Сигналы фильтровали (фильтр Баттерворт, 0,1 Гц), сглаживали скользящим средним (0,4 с) и нормировали. Для каждого сигнала строили спектр мощности, по которому выделяли частоту максимального пика, соответствующую частоте дыхания. Для дальнейшего анализа выбирали кривые с наибольшим отношением площади под пиком к общей спектральной мощности.

Переход от вдоха к выдоху определяли по экстремумам дыхательных кривых. Вычисляли время вдоха ($T_{\text{вдох}}$), выдоха ($T_{\text{выдох}}$) и частоту дыхания (ЧД).

Статистический анализ

Статистическую обработку дыхательных параметров выполняли с использованием программного пакета Statistica v.10.A. Целью анализа была оценка надежности и согласованности данных, полученных методами ОЭП и спирометрии, в соответствии с (Kottner et al., 2011) и стандартами (CLSI EP09-2013 Measurement Procedure Comparison and Bias Estimation Using Patient Samples, 2013). Данные рекомендации предполагают использование графиков различий для визуализации результатов, предварительное определение критериев согласия, а также оценку погрешности между двумя методами измерения.

1. На первом этапе строили графики различий, позволяющие визуализировать вариации и тенденции между данными ОЭП и спирометрии; каждая точка отражала результаты одного испытуемого.

2. Для проверки нормальности распределения дыхательных параметров применяли критерий Шапиро-Уилка.

3. Для нормально распределённых данных вычисляли средние значения и стандартное отклонение; для данных с ненормальным распределением – медиану, минимальное и максимальное значения.

4. Сравнение погрешности между ОЭП и спирометрией проводили методом Бланда-Альтмана (Bland, Altman, 1986).

5. Для установления наилучшей модели соответствия между данными ОЭП и спирометрии применяли регрессионный анализ. Рассчитывали коэффициент детерминации, а также р-значение для методов, показавших статистически значимое соответствие (т.е. сопоставимость со спирометрией).

6. Оценку наиболее эффективного метода ОЭП проводили на основании результатов этапов 4 и 5. Критериями оптимального согласия являлись минимальная погрешность и максимальный коэффициент детерминации (R^2) при уровне значимости $p < 0.05$ (Draper, Smith, 1998).

Комплексное исследование

Во втором 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 (ПЗ и ПН), а также о стабилизирующем и дестабилизирующем эффекте стимуляции на уровнях позвонков Т11–Т12 и L1–L2, соответственно.

Исследование включало шесть записей: три в положении стоя и три в положении сидя (Рис. 3.2). Половина участников начинала эксперимент с трёх записей в положении сидя, другая половина – в положении стоя. В каждом положении было три экспериментальных условия: контроль без стимуляции, ЧССМ на уровне Т11–Т12 позвонков (Т11 ЧССМ) и ЧССМ на уровне L1–L2 позвонков (L1 ЧССМ). Половина участников начинала со стимуляции на уровне Т11, другая половина – на уровне L1. Во время всех записей глаза испытуемых были закрыты маской, а уши заглушены берушами. Каждая запись длилась 100 секунд.

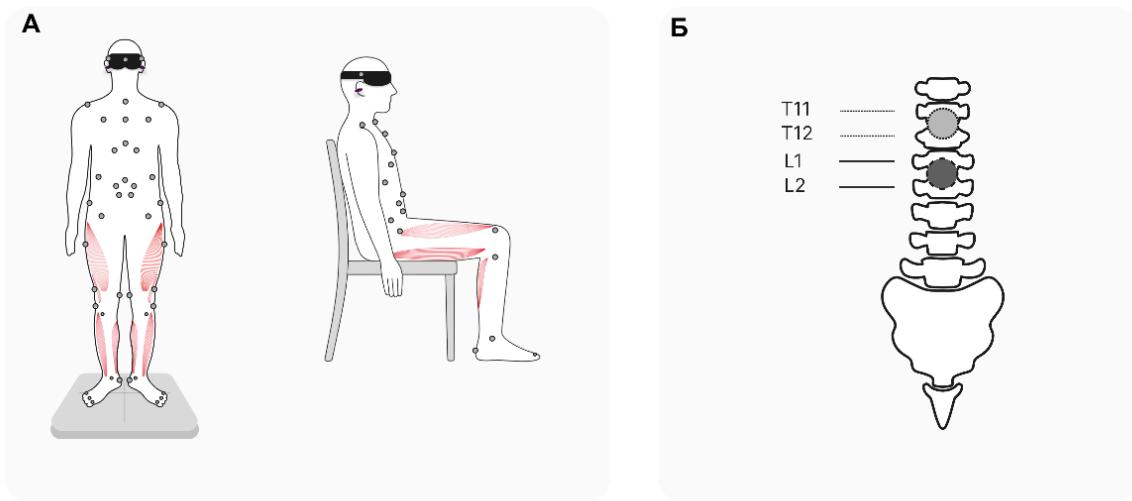


Рисунок 3.2. А – Испытуемые в положениях стоя и сидя: миниатюрные круги обозначают маркеры системы захвата движения, розовые фигуры – мышцы, электрическую активность которых регистрировали; Б – Расположение двух катодов для ЧССМ (дорсальный вид).

Стимуляцию осуществляли с частотой 20 Гц монополярными, заполненными 5 кГц импульсами тока (длительность 1 мс, н). Интенсивность стимуляции подбирали индивидуально – до максимально возможного уровня, не вызывавшего боли или дискомфорта. Катоды для стимуляции располагали по средней линии между остистыми отростками позвонков Т11–Т12 и L1–L2 (Рис. 3.2). Два анода размещали спереди симметрично над гребнями подвздошных костей.

Реакции опоры регистрировали с помощью стабилоплатформы AMTI Optima (OPT400600-1K-STT, Advanced Mechanical Technology, Inc., Watertown, MA, USA), синхронизированной с системой видеозахвата движений Qualisys. Сигналы оцифровывали, обрабатывали в Visual3D (C-Motion Inc., Germantown, MD, USA), регистрировали с частотой 1000 Гц и фильтровали фильтром Баттерворта 4-го порядка с частотой среза 10 Гц. Для анализа постуральной устойчивости рассчитывали три показателя: площадь эллипса 95% доверительного интервала (площадь эллипса), разброс вдоль фронтальной и сагиттальной оси (Таблица 2.2).

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). Их положения показаны на рисунке 3.2. Траектории маркеров анализировали в Visual3D, данные фильтровали низкочастотным фильтром Баттерворт (6 Гц). 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 ЧД и движениями голеностопных суставов в сагиттальной плоскости и между колебаниями ЧД 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 ($T_{вдох}$) и выдоха ($T_{выдох}$), частоту дыхания (ЧД). ЧД определяли как $60 / (T_{вдох} + T_{выдох})$. Сигналы фильтровали (Баттерворт 4-го порядка, 0.08 Гц и 1 Гц), нормировали и объединяли в интегрированную дыхательную кривую с помощью метода главных компонент.

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 (60–999 Гц, Баттерворт 2-го порядка), 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).

Из 100 секундных записей анализировали центральные 60 секунд (по два 30-секундных эпизода).

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

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 квартиль; третий квартиль] и критерий Вилкоксона. Уровень значимости $p < 0.05$, различия при $p < 0.1$ рассматривали как тенденцию.

3.2 Результаты и обсуждение

3.2.1 Оптоэлектронная плеизмография: метод неинвазивной оценки параметров дыхания

Положение стоя

Средняя ЧД по данным спирометрии в положении стоя составила 15.2 ± 3.7 циклов в минуту. 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 (Таблица 3.2). Погрешность между этими методами и спирометрией составила около 0.1%, коэффициент детерминации $R^2 \geq 0.98$, $p < 0.001$. Наиболее точное совпадение со спирометрией в положении стоя продемонстрировали значения ЧД,

рассчитанные методом абдоминальных и грудных треугольников (15.2 ± 3.7 циклов в минуту), а также методом суммы абдоминальных маркеров (15.2 ± 3.6 циклов в минуту).

Таблица 3.2. Выбор наиболее эффективных методов ОЭП для оценки частоты дыхания, продолжительности вдоха и выдоха в положении стоя. СО – стандартное отклонение. R^2 – коэффициент детерминации. Наилучшее согласие между спирометрией и ОЭП выделено жирным шрифтом. * $p < 0.001$.

	Метод треугольников		Метод суммации	
	Абдоминальные	Грудные	Абдоминальные	Грудные
	Частота дыхания (1/сек)			
Среднее ± СО	15.2 ± 3.7	15.2 ± 3.7	15.2 ± 3.6	15.3 ± 3.6
Погрешность (R^2)	0.02 (0.98*)	-0.02 (0.99*)	0.02 (0.98*)	0.11 (0.98*)
	Продолжительность вдоха (сек)			
Среднее ± СО	1.82 ± 0.35	1.95 ± 0.51	1.95 ± 0.48	1.91 ± 0.49
Погрешность (R^2)	-0.32 (0.48*)	-0.21 (0.75*)	-0.20 (0.74*)	-0.25 (0.85*)
	Продолжительность выдоха (сек)			
Среднее ± СО	2.18 ± 0.56	2.18 ± 0.55	2.18 ± 0.56	2.23 ± 0.57
Погрешность (R^2)	0.24 (0.76*)	0.23 (0.76*)	0.24 (0.72*)	0.27 (0.80*)

Среднее $T_{\text{вдох}}$ по данным спирометрии составило 2.1 ± 0.55 с. Наилучшее согласие со спирометрией показал метод суммации грудных маркеров (Таблица 3.2). Погрешность составила 12%, коэффициент детерминации $R^2 = 0.85$, $p < 0.001$. $T_{\text{вдох}}$, рассчитанное методом суммации грудных маркеров, составило 1.91 ± 0.49 с, что наиболее точно соответствовало данным спирометрии в положении стоя.

Среднее $T_{\text{выдох}}$ по данным спирометрии составило 1.94 ± 0.46 с. Наилучшее согласие со спирометрией показал метод суммации грудных маркеров (Таблица 3.2). Погрешность составила 14%, коэффициент детерминации $R^2 = 0.80$, $p < 0.001$. $T_{\text{выдох}}$, рассчитанное методом суммации грудных маркеров, составило 2.23 ± 0.57 с и оказалось наиболее близким к данным спирометрии.

Положение сидя

Средняя ЧД по данным спирометрии в положении сидя составила 14.6 ± 3.4 циклов в минуту. Все методы ОЭП показали хорошее согласие со спирометрией в положении сидя; однако методы абдоминальных треугольников

и суммации абдоминальных маркеров продемонстрировали наилучшее соответствие по двум выбранным критериям (Таблица 3.3). Погрешность между этими методами и спирометрией составила менее 0.1%, коэффициент детерминации $R^2 \geq 0.97$, $p < 0.001$. Среднее значение ЧД, рассчитанное методами абдоминальных треугольников и суммации абдоминальных маркеров, составило 14.6 ± 3.3 циклов в минуту, что наиболее точно соответствовало данным спирометрии.

Таблица 3.3. Выбор наиболее эффективных методов ОЭП для оценки частоты дыхания, продолжительности вдоха и выдоха в положении сидя. СО – стандартное отклонение. R^2 – коэффициент детерминации. Наилучшее согласие между спирометрией и ОЭП выделено жирным шрифтом. * $p < 0.001$.

	Метод треугольников		Метод суммации	
	Абдоминальные	Грудные	Абдоминальные	Грудные
	Частота дыхания (1/сек)			
Среднее ± СО	14.6 ± 3.3	14.1 ± 3.7	14.6 ± 3.3	14.3 ± 3.5
Погрешность (R^2)	0.01 (0.99*)	-0.47 (0.93*)	0.01 (0.97*)	-0.26 (0.90*)
	Продолжительность вдоха (сек)			
Среднее ± СО	1.94 ± 0.49	2.03 ± 0.50	$1.94 [1.31; 4.23]$	2.01 ± 0.46
Погрешность (R^2)	-0.37 (0.55*)	-0.28 (0.78*)	-0.30 (0.69*)	-0.30 (0.87*)
	Продолжительность выдоха (сек)			
Среднее ± СО	2.33 ± 0.59	2.38 ± 0.60	2.39 ± 0.54	2.42 ± 0.62
Погрешность (R^2)	0.24 (0.61*)	0.28 (0.81*)	0.29 (0.74*)	0.31 (0.83*)

Среднее $T_{вдох}$ по данным спирометрии составило 2.30 ± 0.55 с. Наилучшее согласие со спирометрией показал один метод суммации грудных маркеров (Таблица 3.3). Погрешность между суммацией грудных маркеров и спирометрией составила 13%, коэффициент детерминации $R^2 = 0.87$, $p < 0.001$. $T_{вдох}$, рассчитанное методом суммации грудных маркеров, составило 2.01 ± 0.46 с, что наиболее точно соответствовало данным спирометрии.

Среднее $T_{выдох}$ по данным спирометрии составило 2.09 ± 0.46 с. Наилучшее согласие со спирометрией показали два метода ОЭП – грудные треугольники и суммации грудных маркеров (Таблица 3.3). Погрешность составила 13-15%, коэффициент детерминации $R^2 \geq 0.81$, $p < 0.001$. Наиболее близкими к значениям спирометрии оказались показатели $T_{выдох}$, рассчитанные

методом грудных треугольников (2.38 ± 0.60 с) и методом суммации грудных маркеров (2.42 ± 0.62 с).

Таким образом, различия для ЧД между методами ОЭП и спирометрией составили менее 0.5 циклов в минуту (3%) с коэффициентом детерминации $R^2 > 0.80$, а методы абдоминальных треугольников и суммации абдоминальных маркеров показали наилучшие результаты в положении сидя и стоя и могут быть использованы как в клинических, так и в лабораторных условиях.

Измерение $T_{\text{вдох}}$ имеет важное значение для расчёта фракционного времени вдоха, определяемого как $T_{\text{вдох}} \times \text{ЧД}$. В норме фракционное время вдоха составляет около 0.45, тогда как при обструктивном дыхании этот показатель снижается до менее чем 0.3 (Wilhelm et al., 2003; Nyamukuru, Odame, 2021). Мы показали, что методы ОЭП для определения $T_{\text{вдох}}$ имеют погрешность не более 0.3 секунд. Такая погрешность приводит к ошибке порядка ~ 0.02 при расчёте фракционного времени вдоха. Метод суммации грудных маркеров является клинически применимым и оптимальным для регистрации $T_{\text{вдох}}$ сидя и стоя. Методы ОЭП для определения $T_{\text{выдох}}$ также показали расхождение не более 0.3 с. Метод суммации грудных маркеров также оказался наиболее точным для регистрации $T_{\text{выдох}}$ в положениях сидя и стоя.

Результаты данного исследования были использованы для дальнейшего изучения взаимосвязи между постуральным контролем и дыханием.

3.2.2 Параметры постурального контроля при модуляции спинальных сетей методом ЧССМ

Интенсивность стимуляции при T11 ЧССМ составила 35 ± 9 мА, а при L1 ЧССМ – 34 ± 10 мА для всех участников (Таблица 3.4). Между группами ПЗ и ПН не было выявлено значимых различий по ИМТ и интенсивности стимуляции при L1 и T11 ЧССМ ($p > 0.05$).

Таблица 3.4. Интенсивность тока при ЧССМ по средней линии на уровне L1-L2 и T11-T12 позвонков. n – количество испытуемых. Среднее значение ± стандартное отклонение.

Испытуемые	L1-L2, мА	T11-T12, мА
ПЗ (n = 11)	38 ± 4	38 ± 4
ПН (n = 9)	29 ± 2	30 ± 2
Все (n = 20)	34 ± 10	35 ± 9

Стабилометрия

Участники группы ПЗ имели тенденцию к большей площади эллипса по сравнению с ПН (на 8%, $p = 0.08$) (Рис. 3.3). Значимых изменений площади эллипса при стимуляции L1 и T11 ЧССМ по сравнению с контролем не выявлено ни в общей группе, ни в группах ПЗ и ПН.

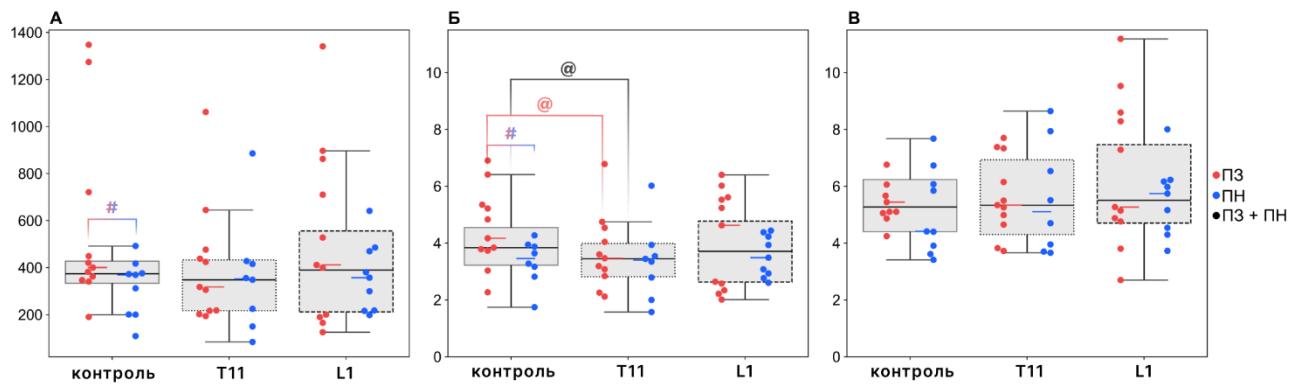


Рисунок 3.3. Результаты стабилометрии. **А** – Площадь эллипса в мм^2 , **Б** – Разброс вдоль фронтальной оси в мм, **В** – Разброс вдоль сагиттальной оси в мм в контроле и при ЧССМ на уровнях T11–T12 и L1–L2 позвонков для всех участников (серые ящики), в группе ПЗ (красные кружки) и в группе ПН (синие кружки). $\#p \leq 0.08$ – сравнение между группами ПЗ и ПН; $@p < 0.05$ – сравнение между ЧССМ и контролем.

В группе ПЗ разброс вдоль фронтальной оси был на 20% больше по сравнению с ПН ($p = 0.05$) (Рис. 3.3). Стимуляция L1 не оказала значимого влияния на постуральные параметры ни в одной из групп. При T11 ЧССМ разброс вдоль фронтальной оси достоверно снизился на 11% в общей группе ($p = 0.02$) и на 21% в группе ПЗ ($p = 0.01$).

По разбросу вдоль сагиттальной оси различий между группами ПЗ и ПН не выявлено (Рис. 3.3). Ни в общей группе, ни в подгруппах ПЗ и ПН значимых изменений при L1 и T11 ЧССМ не наблюдалось.

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. Этот результат воспроизвёлся во всех трёх исследованиях, где проводилось сравнение стабилометрических показателей между двумя подгруппами.

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 (раздел 2.2.5), 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 (раздел 2.2.2).

В настоящем исследовании половина участников начинала со стимуляции T11 ЧССМ, а другая половина – с L1 ЧССМ. Таким образом, 5 из 11 участников группы ПЗ и 5 из 9 участников группы ПН начинали исследование со стимуляции на уровне L1. Из них у 3 из 5 ПЗ и у 4 из 5 ПН наблюдалось увеличение площади эллипса при L1 ЧССМ по сравнению с условием без стимуляции. Вероятно, что отсутствие значимого результата стимуляции на уровне L1 на спокойную позу в настоящем исследовании связано с постактивационным эффектом от предшествующей стимуляции на уровне T11. Эффекты ЧССМ могут сохраняться в течение продолжительного времени после окончания стимуляции. Так, однократная 20 минутная сессия ЧССМ на шейном уровне приводила к изменениям возбудимости спинальных и корковых сетей, которые сохранялись до 75 минут после завершения стимуляции (Benavides et al., 2020). Более того, 20 минутная сессия с ЧССМ по средней линии между T11-T12 позвонками оказывала модулирующий эффект на спинальную и кортикоспинальную возбудимость в зависимости от интенсивности стимуляции

и эти эффекты наблюдались в мышцах soleus и tibialis anterior сразу (0 мин), через 15 и 30 минут после стимуляции (Massey et al., 2023).

T11 ЧССМ повысила постуральную устойчивость за счёт снижения колебаний ЦД во фронтальной плоскости, только у ПЗ испытуемых. Этот результат также воспроизвёлся в двух наших исследованиях с изолированным воздействием T11 ЧССМ (раздел 2.2.3) и при последовательным применении T11 и L1 ЧССМ (раздел 2.2.5), в обоих случаях T11 ЧССМ оказывала стабилизирующий эффект на постуральный контроль.

Если спинальные сети, расположенные на уровне позвонков L1-L2, действительно чувствительны к предшествующей стимуляции верхнего уровня, то примечательно, что нейронные сети на уровне T11-T12 демонстрируют воспроизводимый эффект независимо от предшествующей стимуляции нижнего уровня.

ЭМГ активность

Различий в активности SOL между группами ПЗ и ПН не было (Таблица 3.5). При стимуляции L1 снижение составило 11% в общей группе ($p < 0.01$), 12% – в группе ПЗ ($p = 0.03$) и 9% – в группе ПН ($p = 0.05$). При стимуляции T11 активность достоверно снизилась на 5% в общей группе ($p = 0.01$) и на 13% в группе ПЗ ($p = 0.01$).

Таблица 3.5. ЭМГ-активность (мкВ) обеих ног в контроле, при L1 ЧССМ и Т11 ЧССМ в положении стоя и сидя. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

m.	Контроль			L1			T11		
	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН
стоя									
TA	2.2 [1.8;2.6] ^y	2.1 [1.4;2.3]*	2.8 [2.0;4.6]	2.2 [1.7;4.4]	2.2 [1.5;5.2]	2.3 [1.9;4.4]	1.9 [1.7;3.4]	1.7 [1.5;2.1]	2.4 [1.7;3.8]
GM	4.1 [3.0;4.8] ^y	3.9 [2.7;5.0]	4.2 [2.8;5.4]	3.5 [2.6;5.3]	3.5 [2.7;4.9]	3.0 [2.6;7.0]	3.5 [2.7;5.3]	3.5 [2.4;4.8]	3.7 [3.0;6.0]
SOL	5.9 [4.0;10.6] ^y	6.8 [5.4;10.9]	5.3 [3.1;8.4]	5.1 [3.2;10.3] [@]	6.2 [3.4;10.7] [@]	4.4 [2.8;7.1]&	5.6 [3.6;7.7] [@]	6.1 [3.9;9.5] [@]	4.9 [3.4;7.5]
RF	2.2 [1.8;2.6] ^y	2.3 [1.7;2.6]	2.0 [1.7;2.7]	2.5 [1.9;3.0] [@]	2.5 [2.4;3.4]	2.1 [1.8;3.3]&	2.4 [1.8;3.6] [@]	2.5 [2.2;3.5] [@]	1.9 [1.7;3.3]
BF	1.9 [1.6;3.4] ^y	2.2 [1.6;4.1]	1.9 [1.6;3.3]	2.2 [1.8;3.0]	2.6 [1.8;3.7]	2.1 [1.7;2.5]	2.3 [2.0;3.1]	2.8 [2.3;3.8]	2.0 [1.7;2.5]
VL	2.5 [2.0;3.6] ^y	2.2 [1.8;3.5]	3.1 [2.2;4.3]	2.6 [2.1;3.7]	2.3 [1.7;3.4]	2.9 [2.4;4.7]	2.4 [1.8;5.0]	2.0 [1.8;3.4]	3.3 [2.1;5.2]
сидя									
TA	1.7 [1.5;2.2]	1.6 [1.2;1.9]*	2.1 [1.7;3.7]	1.7 [1.6;2.2]	1.6 [1.2;1.8]	2.0 [1.7;2.9]	1.7 [1.5;2.1]	1.5 [1.2;2.0]	1.9 [1.7;2.6]
GM	1.9 [1.6;2.0]	1.9 [1.4;2.0]	1.9 [1.8;2.2]	1.8 [1.6;2.0]	1.7 [1.4;2.0]	1.8 [1.8;2.0]	1.8 [1.5;2.0]	1.6 [1.4;2.0]	1.8 [1.8;2.0]
SOL	2.0 [1.6;2.5]	1.6 [1.5;2.3]	2.2 [1.9;3.0]	1.9 [1.6;2.7]	1.7 [1.4;2.1]	2.2 [1.8;3.2]	1.8 [1.6;2.5]	1.8 [1.5;2.4]	2.0 [1.8;3.1]
RF	1.8 [1.6;2.2]	1.8 [1.4;2.2]	1.9 [1.7;2.2]	1.9 [1.8;2.3]&	1.9 [1.7;2.6]&	2.0 [1.8;2.3]	2.0 [1.8;2.7]&	2.0 [1.6;3.1]&	2.0 [1.8;2.4]
BF	1.5 [1.4;1.7]	1.4 [1.3;1.8]	1.6 [1.5;1.6]	1.6 [1.4;1.8]	1.7 [1.4;2.0]	1.5 [1.4;1.6]	1.6 [1.5;1.8]	1.8 [1.5;2.1]	1.6 [1.5;1.6]
VL	1.9 [1.6;2.1]	1.6 [1.2;1.9]*	2.1 [1.9;3.2]	1.8 [1.7;2.0]	1.7 [1.6;1.9]	2.0 [1.9;3.4]	1.8 [1.6;2.0]	1.7 [1.5;1.9]	2.2 [1.8;3.3]

^yp < 0.01 – сравнение между контролем в положении стоя и контролем в положении сидя;

*p < 0.05 – сравнение между группами ПЗ и ПН; [@]p < 0.05 – сравнение между ЧССМ и контролем; [&]p ≤ 0.07 – сравнение между ЧССМ и контролем.

Участники группы ПЗ имели на 25% меньшую активность TA по сравнению с участниками ПН группы ($p = 0.04$). Значимых изменений активности TA при ЧССМ на уровнях L1 и T11 не наблюдалось.

Различий в индексах коактивации GM-TA и SOL-TA между ПЗ и ПН испытуемыми не было; при L1 и T11 ЧССМ они снизились на 4% ($p = 0.06$ и $p = 0.04$, соответственно) (Таблица 3.6). При L1 ЧССМ GM-TA коактивация снизилась на 6% в группе ПЗ ($p < 0.01$), SOL-TA – на 3% у ПЗ ($p = 0.04$) и на 6% у ПН ($p = 0.05$). В подгруппах ПЗ и ПН изменений индексов коактивации при T11 ЧССМ не наблюдалось.

Таблица 3.6. Индексы коактивации в контроле и при ЧССМ у групп ПЗ и ПН в положениях стоя и сидя. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

пара	Контроль			L1			T11		
	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН
	стоя								
GM-TA	0.78 [0.7;0.8] ^γ	0.82 [0.7;0.8]	0.76 [0.6;0.8]	0.76 [0.7;0.8] ^α	0.77 [0.7;0.8] ^α	0.74 [0.6;0.7]	0.75 [0.6;0.8] ^{&}	0.77 [0.6;0.8]	0.74 [0.6;0.7]
SOL-TA	0.88 [0.8;0.9] ^γ	0.90 [0.8;1.0]	0.86 [0.7;0.9]	0.85 [0.7;0.9] ^α	0.88 [0.6;0.9] ^α	0.81 [0.7;0.8] ^{&}	0.87 [0.7;0.9] ^α	0.91 [0.7;0.9]	0.86 [0.7;0.8]
BF-RF	1.01 [0.9;1.0] ^γ	1.00 [0.9;1.0]	1.02 [1.0;1.0]	0.97 [0.9;1.0] ^{&}	0.96 [0.9;1.0]	0.94 [0.9;1.0] ^α	0.97 [0.8;1.0]	0.96 [0.9;0.9]	1.00 [0.8;1.0] ^α
	сидя								
GM-TA	1.08 [1.0;1.1]	1.07 [1.0;1.1]	1.09 [1.0;1.1]	1.05 [1.0;1.1]	1.07 [1.0;1.1]	1.04 [1.0;1.1]	1.07 [1.0;1.1]	1.06 [1.0;1.1]	1.07 [1.0;1.1]
SOL-TA	1.10 [1.0;1.1]	1.08 [1.0;1.1]	1.10 [1.0;1.1]	1.03 [0.9;1.1] ^α	1.02 [0.9;1.1] ^{&}	1.06 [1.0;1.1]	1.02 [0.9;1.1] ^α	1.02 [0.9;1.1] ^α	1.04 [0.9;1.0]
BF-RF	1.14 [1.1;1.1]	1.13 [1.0;1.1]	1.15 [1.1;1.1]	1.10 [1.0;1.1]	1.09 [1.0;1.1]	1.13 [1.0;1.1]	1.11 [1.0;1.1]	1.11 [1.0;1.1]	1.12 [1.1;1.1]

^γp < 0.01 – сравнение между контролем в положении стоя и контролем в положении сидя;

^αp < 0.05, [&]p ≤ 0.07 – сравнение между ЧССМ и контролем.

Различий в активности RF между группами ПЗ и ПН не было (Таблица 3.5). При L1 ЧССМ она увеличилась на 9% в общей группе ($p = 0.02$) и на 9% в группе ПН ($p = 0.05$). При стимуляции T11 она увеличилась на 4% в общей группе ($p = 0.01$) и на 5% в группе ПЗ ($p = 0.04$).

Различий в активности GM, BF, VL, а также в индексах коактивации GM-TA, SOL-TA и BF-RF между ПЗ и ПН в контроле не было выявлено (Таблица 3.5, Таблица 3.6). Активность этих мышц не изменилась при стимуляции.

Индекс коактивации BF-RF снижался на 5% при L1 ЧССМ ($p = 0.05$) в общей группе (Таблица 3.6). В группе ПН он уменьшался на 8% при L1 ($p < 0.01$) и на 2% при T11 ($p = 0.03$), тогда как в группе ПЗ изменений не было.

В положении сидя мышечная активность была значительно ниже, а индексы коактивации выше, чем в положении стоя. У ПЗ участников активность TA была на 25% ниже, чем у ПН участников ($p = 0.04$) (Таблица 3.5), при этом существенных изменений в TA при стимуляции L1 и T11 не наблюдалось. Стимуляция L1 и T11 снижала индекс коактивации SOL-TA в общей группе (Таблица 3.6), главным образом за счёт уменьшения коактивации у ПЗ испытуемых. Активность RF возрастала при L1 и T11 ЧССМ, особенно

в группе ПЗ. Таким образом, в положении сидя стимуляция преимущественно влияла на коактивацию SOL-TA и активность RF.

Активность всех зарегистрированных мышц в положении стоя была выше, чем в положении сидя, что соответствует данным предыдущих исследований, где активность GM в teste 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 (Таблица 3.5), что согласуется с представлением о дистально-проксимальном паттерне ЭМГ активации при медленных переходах и корректирующих ответах, начинающихся с задней группы мышц нижних конечностей (Рис. 1.3) (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. У участников группы ПН отмечалось снижение активности SOL, увеличение активности RF и снижение индекса BF-RF. В совокупности эти результаты не подтверждают нашу предыдущую гипотезу о том, что L1 ЧССМ увеличивает постуральную неустойчивость за счёт повышения жёсткости голеностопного сустава (раздел 2.2.2). Эта гипотеза основывалась на нашем предыдущем исследовании, в котором в процессе ходьбы по беговой дорожке, стимуляция L1 ЧССМ во время фазы опоры приводила к увеличению индекса коактивации на ~10% для пары BF-VL и на ~5% для пары GM-TA (Moshonkina et al., 2021). В настоящем исследовании спокойного стояния значения коэффициента коактивации были в 3-4 раза выше, чем при фазе опоры в ходьбе (Таблица 3.6), 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.

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.

Уменьшение активности мышцы во время ЧССМ демонстрирует, что эффекты ЧССМ на вертикальную позу связаны не с прямой активацией мышц, иначе бы активность мышц увеличивалась при ЧССМ. Таким образом, это еще один показатель, кроме интенсивности ЧССМ меньше пороговой для вызова моторного ответа, демонстрирует, что эффект ЧССМ на вертикальную позу достигается за счет модуляции активности спинальных сетей.

Полученные результаты частично подтверждают нашу предыдущую гипотезу о том, что стабилизирующий эффект стимуляции Т11 ЧССМ достигается за счёт избирательной активации сгибателей бедра, приводящей к стабилизации тазобедренных суставов (рис. 1.3).

Кинематика сегментов тела

Диапазоны движений суставов и сегментов тела во фронтальной плоскости

Во время контрольной вертикальной стойки диапазон движений тазового пояса был достоверно (на 18%) больше у группы ПЗ по сравнению с группой ПН ($p = 0.04$), а диапазон движений голеностопного сустава имел тенденцию к повышению ($p = 0.07$) (Таблица 3.7). При ЧССМ на уровне L1 у ПЗ участников диапазон движений в голеностопном суставе снижался на 17%, тогда как в группе ПН значимых изменений не было выявлено. При Т11 ЧССМ у ПЗ испытуемых наблюдалось значительное снижение диапазона движения тазового пояса на 35% ($p = 0.03$) и тенденция к снижению диапазона движений

в голеностопном суставе ($p = 0.07$). В то же время у ПН испытуемых отмечалось достоверное увеличение диапазона движений туловища на 10%.

Таблица 3.7. Диапазон движений (в градусах) в контроле, при L1 и T11 ЧССМ у групп ПЗ и ПН в положении стоя. ТБС – тазобедренный сустав, КС – коленный сустав, ГС – голеностопный сустав; саг – сагиттальная плоскость, фр – фронтальная плоскость. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

Сегмент	Контроль			L1			T11		
	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН
Голова _{car}	3.8 [2.6;6.6]	3.5 [2.6;7.0]	4.1 [3.1;6.3]	3.7 [2.7;5.4]	3.6 [2.7;4.2]	3.8 [3.0;5.9]	3.8 [2.8;7.0]	3.6 [2.8;4.5]	6.0 [2.9;9.3]
Голова _{фр}	2.1 [1.7;3.5]	2.9 [1.7;4.6]	2.0 [1.8;2.2]	2.1 [1.3;2.5]	1.7 [1.2;2.1]	2.4 [1.6;2.6]	1.9 [1.4;2.3]	1.5 [1.3;2.1]	2.1 [1.6;3.0]
Туловище _{car}	2.0 [1.7;2.7]	1.9 [1.7;2.8]	2.0 [1.7;2.7]	2.3 [1.9;2.9]	2.2 [1.8;2.7]	2.3 [1.9;3.7]	2.1 [1.9;2.6]	1.9 [1.9;2.3]	2.3 [2.1;3.7]
Туловище _{фр}	1.0 [0.9;1.2]	1.0 [0.9;1.6]	1.0 [0.8;1.2]	1.1 [1.0;1.3]	1.1 [0.8;1.3]	1.1 [1.0;1.3]	1.1 [0.8;1.4]	0.9 [0.6;1.3]	1.1 [1.1;1.4] [®]
Тазовый пояс _{car}	1.7 [1.4;2.1]	1.9 [1.6;2.5] [#]	1.4 [1.2;1.9]	1.6 [1.4;2.4]	1.8 [1.4;2.7]	1.6 [1.4;2.2] ^{&}	1.5 [1.4;2.0]	1.4 [1.4;1.4] ^{&}	1.6 [1.5;2.3]
Тазовый пояс _{фр}	0.7 [0.6;0.8]	0.8 [0.7;0.9] [*]	0.6 [0.5;0.7]	0.7 [0.4;0.9]	0.7 [0.4;1.0]	0.8 [0.5;0.8]	0.6 [0.4;0.7]	0.5 [0.4;0.6] [®]	0.7 [0.5;0.8]
TBC _{car}	0.9 [0.8;1.4]	0.9 [0.8;1.6]	0.8 [0.5;1.3]	0.9 [0.7;1.3]	0.9 [0.6;1.2]	1.1 [0.7;1.8] [®]	1.0 [0.6;1.5]	0.7 [0.6;1.0] ^{&}	1.3 [1.0;2.2] [®]
TBC _{фр}	0.4 [0.4;0.6]	0.5 [0.4;0.7]	0.4 [0.3;0.6]	0.5 [0.3;0.6]	0.4 [0.3;0.6]	0.5 [0.4;0.6]	0.4 [0.3;0.7]	0.4 [0.3;0.4]	0.5 [0.5;0.8]
KC _{car}	1.2 [0.9;2.2]	1.3 [0.9;2.3]	1.0 [0.6;2.0]	1.5 [1.0;1.8]	1.5 [1.0;1.9]	1.5 [0.8;1.9]	1.3 [0.9;1.8]	1.0 [0.8;1.3] [®]	1.8 [1.0;2.9]
KC _{фр}	0.3 [0.2;0.6]	0.3 [0.3;0.4]	0.2 [0.2;0.7]	0.4 [0.3;0.9]	0.4 [0.3;0.9]	0.4 [0.2;0.8]	0.3 [0.2;0.7]	0.3 [0.2;0.4]	0.6 [0.2;0.7]
GC _{car}	1.2 [0.8;1.4]	1.2 [0.9;1.6]	0.9 [0.6;1.3]	1.1 [0.8;1.5]	1.2 [0.7;1.5]	1.0 [0.9;1.7] [®]	0.9 [0.7;1.5]	0.9 [0.6;1.1] [®]	1.1 [0.7;2.5]
GC _{фр}	1.2 [1.0;1.5]	1.3 [1.1;1.8] [#]	1.1 [0.8;1.3]	1.2 [0.8;1.4]	1.2 [0.8;1.4] [®]	1.1 [0.9;1.4]	1.0 [0.8;1.6]	0.9 [0.8;1.3] ^{&}	1.7 [1.0;1.9]

* $p < 0.05$, [#] $p = 0.05$ – сравнение между группами ПЗ и ПН; [®] $p < 0.05$, [&] $p \leq 0.07$ – сравнение между ЧССМ и контролем.

Диапазоны движений суставов и сегментов тела в сагиттальной плоскости

Диапазон движений тазового пояса был на 32% больше у испытуемых ПЗ, чем у испытуемых ПН ($p = 0.05$) (Таблица 3.7). При Т11 ЧССМ у испытуемых ПЗ диапазон движений тазового пояса уменьшался на 20% ($p = 0.05$), сопровождаясь снижением диапазона движений в коленных (21%, $p = 0.03$) и голеностопных суставах (24%, $p = 0.03$), а также тенденцией к уменьшению диапазона движений тазобедренных суставов (17%, $p = 0.07$). В то же время у испытуемых ПН при Т11 ЧССМ диапазон движений тазобедренных суставов

увеличивался на 40% ($p < 0.01$). При L1 ЧССМ в группе ПН наблюдалось увеличение диапазона движений тазобедренных (31%, $p = 0.01$) и голеностопных суставов (16%, $p < 0.01$), тогда как в группе ПЗ значимых изменений не отмечалось.

Таким образом, больший диапазон движений тазового пояса во фронтальной плоскости у испытуемых ПЗ может быть связан с более выраженными фронтальными колебаниями ЦД по сравнению с ПН испытуемыми. В группе ПН отмечался более жёсткий постуральный контроль, проявлявшийся в меньшем диапазоне движений тазового пояса и туловища, и большей активности мышцы ТА.

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 мышцы SOL сочеталось с уменьшением диапазона движений голеностопного сустава во фронтальной плоскости. У ПН испытуемых наблюдалось уменьшение коактивации мышц BF-RF с увеличением диапазона движений тазобедренного и голеностопного суставов в сагиттальной плоскости. T11 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 T11 ЧССМ не изменились, при этом отмечалось увеличение диапазона движений туловища во фронтальной плоскости и тазобедренных суставов в сагиттальной плоскости.

Межсегментарная координация

Во фронтальной плоскости координация (R) между головой и туловищем в контроле составляла 0.5 без временной задержки в общей группе и в группе ПЗ, тогда как в группе ПН она была немного ниже ($R = 0.4$) (Таблица 3.8).

При L1 ЧССМ значимых эффектов на межсегментарную координацию не было выявлено.

При Т11 ЧССМ у ПЗ испытуемых отмечалась тенденция к увеличению координации между головой и туловищем во фронтальной плоскости на 10% ($p = 0.06$); у ПН испытуемых изменений не наблюдалось.

Значимой корреляции между туловищем и тазобедренными суставами во фронтальной плоскости не выявлено ($R \leq 0.2$) ни в одной из групп.

Координация между тазобедренным и голеностопным суставами справа была значительно выше в группе ПЗ (-0.5 без задержки), чем в группе ПН (0.2 при задержке -0.2 с).

Таблица 3.8. Кросс-корреляционные коэффициенты (R) и соответствующие задержки (лаг, курсивом, в секундах) между сегментами в контроле, при L1 и Т11ЧССМ у групп ПЗ и ПН в положении стоя. ТБС – тазобедренный сустав, ГС – голеностопный сустав. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

пара	Контроль			L1			T11		
	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН
Голова- Туловище фронталь <i>R</i> <i>лаг</i>	0.5 [0.3;0.5]	0.5 [0.3;0.5]	0.4 [0.3;0.5]	0.5 [0.4;0.8]	0.4 [0.4;0.7]	0.6 [0.2;0.8]	0.6 [0.5;0.7] [@]	0.6 [0.5;0.7] [@]	0.6 [0.4;0.7]
	0.0 [0.0;0.0]	0.0 [0.0;0.0]	0.0 [0.0;0.0]	0.03 [0.0;0.0]	0.03 [0.0;0.0]	0.02 [0.0;0.5]	0.03 [0.0;0.0]	0.02 [0.0;0.0]	0.05 [0.0;0.1]
Голова- Туловище сагитталь <i>R</i> <i>лаг</i>	0.2 [-0.2;0.5]	0.2 [-0.3;0.4]	0.4 [-0.2;0.4]	0.2 [-0.1;0.4]	0.3 [-0.1;0.4]	0.2 [-0.1;0.2]	0.2 [-0.2;0.3]	-0.2 [-0.3;0.4]	0.2 [0.1;0.3]
	-0.08 [-0.9;0.0]	-0.9 [-1.0;0.0]	-0.03 [0.0;0.1]	-0.05 [-0.1;0.2]	-0.01 [-0.2;0.3]	-0.05 [-0.1;0.0]	-0.15 [-0.2;1.0]	-0.08 [-0.1;0.9]	-0.15 [-0.3;1.0]
ТБС-ГС фронталь справа <i>R</i> <i>лаг</i>	-0.4 [-0.5;-0.2]	-0.5 [-0.6;-0.3]	0.2 [0.1;0.3]*	-0.3 [-0.5;0.2]	-0.4 [-0.5;-0.1]	0.1 [-0.5;0.2]	-0.3 [-0.5;0.1]	-0.4 [-0.5;-0.2]	0.1 [-0.2;0.2]
	-0.06 [-0.2;0.1]	0.0 [-0.1;0.2]	-0.2 [-0.3;-0.1]	-0.05 [-0.2;0.0]	-0.09 [-0.3;0.0]	-0.01 [-0.1;1.0]	0.0 [-0.4;0.2]	0.0 [-0.2;0.1]	0.02 [-0.4;1.0]
ТБС-ГС сагитталь справа <i>R</i> <i>лаг</i>	-0.1 [-0.4;0.2]	-0.2 [-0.4;0.2]	-0.1 [-0.3;0.3]	-0.2 [-0.4;0.0]	-0.3 [-0.5;0.0]	-0.2 [-0.4;0.0]	-0.2 [-0.3;0.2]	-0.2 [-0.4;0.0]	0.1 [-0.3;0.4]
	-0.01 [-0.1;0.4]	0.0 [-0.1;0.5]	-0.01 [0.0;0.4]	0.09 [0.0;0.2]	-0.1 [0.0;0.4]	0.05 [0.0;0.1]	-0.03 [-0.2;0.1]	-0.03 [-0.1;0.0]	-0.07 [-0.3;0.5]
ТБС-ГС фронталь слева <i>R</i> <i>лаг</i>	-0.4 [-0.7;-0.1]	-0.5 [-0.6;0.2]	-0.2 [-0.7;-0.1]	-0.5 [-0.6;0.0]	-0.6 [-0.6;-0.2]	-0.3 [-0.5;0.2]	-0.4 [-0.5;-0.2]	-0.5 [-0.6;-0.3]	-0.3 [-0.4;-0.1]
	0.0 [0.0;0.1]	0.0 [0.0;0.1]	0.0 [0.0;0.1]	0.0 [0.0;0.3]	0.0 [0.0;0.1]	0.0 [0.0;0.4]	-0.1 [-0.8;0.0]	-0.07 [-0.3;0.0]	-0.5 [-0.9;-0.2]
ТБС-ГС сагитталь слева <i>R</i> <i>лаг</i>	-0.1 [-0.3;0.2]	-0.2 [-0.3;0.2]	0.2 [-0.4;0.2]	-0.2 [-0.3;0.2]	0.1 [-0.2;0.2]	-0.3 [-0.4;-0.1] [#]	-0.3 [-0.4;0.0]	-0.3 [-0.3;-0.1]	-0.3 [-0.4;0.1] [#]
	0.1 [-0.3;1.0]	0.2 [-0.5;1.0]	0.1 [0.0;1.0]	-0.05 [-1.0;0.3]	-0.1 [-1.0;0.4]	-0.02 [-0.1;0.3]	0.0 [0.0;0.2]	0.0 [0.0;0.2]	0.0 [-0.1;0.1]

* $p < 0.05$ – сравнение между группами ПЗ и ПН; [@] $p < 0.05$, [#] $p \leq 0.06$ – сравнение между ЧССМ и контролем.

В сагиттальной плоскости координация голова-туловище в контроле была слабой: 0.2 при задержке -0.08 с в общей группе и ПЗ, у испытуемых ПН она была выше (0.4 при -0.03 с) (Таблица 3.8). Значимой корреляции ($R \leq 0.2$) между туловищем и тазобедренными суставами в сагиттальной плоскости не выявлено ни в одной из групп. В контроле координация во фронтальной плоскости была более выраженной, чем в сагиттальной, преимущественно за счёт более высоких значений в группе ПЗ.

Во время ЧССМ значимых изменений в сагиттальной межсегментарной координации не наблюдалось.

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 (Рис. 1.10). В нашем исследовании при нормальной стойке (пятки 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. Стабилизацию позы при ЧССМ на уровне T11 позвонка у ПЗ участников нельзя объяснить увеличением координации между сегментами.

Координация между центром давления и сегментами тела

Во фронтальной плоскости между правым тазобедренным суставом и колебанием ЦД в общей группе наблюдалась противофазная координация (-0.5 при задержке -0.18 с), более выраженная у испытуемых ПЗ (-0.6 при -0.18 с)

по сравнению с испытуемыми ПН (-0.4 при -0.17 с; $p = 0.06$) (Таблица 3.9). У левого тазобедренного сустава и ЦД отмечалась синфазная координация (0.5 при -0.07 с), также, преимущественно, за счёт группы ПЗ (0.6 при -0.06 с против 0.3 при -0.09 с у испытуемых ПН; $p = 0.06$). Это указывает, что в группе ПЗ оба тазобедренных сустава более слажено следовали за фронтальными смещениями ЦД. L1 и T11 ЧССМ не внесла изменений в эти паттерны координации.

Таблица 3.9. Кросс-корреляционные коэффициенты (R) и соответствующие задержки (лаг, курсивом, в секундах) между тазобедренными суставами (ТБС) и смещениями центра давления (ЦД) во фронтальной плоскости (фронталь) и между голеностопными суставами (ГС) и смещениями ЦД в сагиттальной плоскости (сагитталь) в контроле и при ЧССМ. Медиана [1 квартиль; 3 квартиль].

пара	Контроль			L1			T11		
	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН	ПЗ+ПН	ПЗ	ПН
ТБС-ЦД фронталь справа R лаг	-0.5 [-0.6;-0.4]	-0.6 [-0.7;-0.4]	-0.4 [-0.5;-0.2] [#]	-0.5 [-0.7;-0.3]	-0.6 [-0.7;-0.4]	-0.3 [-0.7;0.1]	-0.5 [-0.6;-0.3]	-0.6 [-0.7;-0.4]	-0.4 [-0.6;-0.3]
	-0.18 [-0.2;0.0]	-0.18 [-0.2;0.0]	-0.17 [-0.2;0.0]	-0.01 [-0.1;0.0]	0.0 [0.0;0.1]	-0.10 [-0.2;0.0]	-0.14 [-0.2;0.0]	-0.12 [-0.2;0.0]	-0.14 [-0.2;0.0]
ТБС-ЦД фронталь слева R лаг	0.5 [0.3;0.7]	0.6 [0.4;0.7]	0.3 [0.3;0.5] [#]	0.5 [0.3;0.7]	0.6 [0.4;0.7]	0.3 [0.2;0.6]	0.5 [0.4;0.7]	0.6 [0.4;0.7]	0.4 [0.3;0.5]
	-0.07 [-0.2;0.1]	-0.06 [-0.2;0.1]	-0.09 [-0.2;0.1]	-0.05 [-0.1;0.0]	0.0 [0.0;0.1]	-0.15 [-0.2;0.1]	-0.10 [-0.2;0.0]	-0.09 [-0.2;0.0]	-0.13 [-0.2;0.1]
ГС-ЦД сагитталь справа R лаг	-0.7 [-0.8;-0.5]	-0.7 [-0.8;-0.5]	-0.6 [-0.7;-0.6]	-0.6 [-0.7;-0.5]	-0.6 [-0.8;-0.5]	-0.6 [-0.7;-0.4]	-0.6 [-0.8;-0.5]	-0.6 [-0.8;-0.5]	-0.7 [-0.7;-0.5]
	-0.01 [-0.1;0.1]	0.02 [0.0;0.1]	-0.03 [-0.1;0.1]	0.0 [0.0;0.1]	0.0 [0.0;0.1]	0.0 [0.0;0.0]	-0.03 [-0.1;0.1]	-0.11 [-0.1;0.0]	0.0 [0.0;0.1]
ГС-ЦД сагитталь слева R лаг	-0.7 [-0.8;-0.6]	-0.7 [-0.8;-0.6]	-0.7 [-0.8;-0.7]	-0.7 [-0.8;-0.7]	-0.8 [-0.8;-0.6]	-0.7 [-0.8;-0.7]	-0.7 [-0.8;-0.6]	-0.8 [-0.8;-0.6]	-0.7 [-0.8;-0.6]
	0.0 [-0.1;0.0]	0.0 [-0.1;0.0]	0.0 [-0.1;0.0]	0.0 [-0.1;0.0]	0.0 [-0.1;0.0]	0.0 [0.0;0.0]	0.0 [0.0;0.1]	-0.01 [-0.1;0.0]	0.01 [0.0;0.1]

[#] $p = 0.06$ — сравнение между группами ПЗ и ПН.

В сагиттальной плоскости оба голеностопных сустава демонстрировали устойчивую противофазную координацию с ЦД (-0.7, без задержки) у всех участников. Этот паттерн не изменялся ни при T11, ни при L1 ЧССМ и не зависел от сенсорно-когнитивного стиля (Таблица 3.9).

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 (рис. 1.3).

Ранее было установлено, что люди с разным сенсорно-когнитивным стилем демонстрируют разную постуральную устойчивость и разную межсегментарную координацию при поддержании спокойной вертикальной стойкой в присутствии сложного зрительного окружения (Isableu et al., 2003). Мы показали, что на индивидуальные различия в межсегментарной координации и постуральной стратегии влияет не только наличие, но и отсутствие внешней сенсорной информации.

Полученные нами результаты демонстрируют, что подобранный интенсивность ЧССМ не вызывает мышечных ответов, но модулирует активность двигательных центров спинного мозга, об этом свидетельствуют изменения активности мышц ног и кинематики сегментов тела. Реакции на ЧССМ у ПЗ и ПН индивидов отличаются. У ПЗ испытуемых модуляция активности спинальных сетей на уровне T11-T12 позвонков приводит к стабилизации вертикальной позы, тогда как у ПН испытуемых изменений не наблюдается, что отражает различия в постуральных стратегиях и степени вовлечения супраспинального контроля при отсутствии внешних сенсорных сигналов.

Модуляция активности спинальных сетей на уровне L1-L2 позвонков также сопровождалась перераспределением мышечной активности и изменениями в кинематике сегментов тела, однако без значимого влияния на постуральную устойчивость в данном исследовании. Различия реакций у участников групп ПЗ и ПН указывают на супраспинальную модуляцию спинальных сетей на уровне L1–L2 позвонков, однако их роль в регуляции вертикальной позы остаётся менее выраженной.

3.2.3 Параметры дыхательного цикла и постурально-респираторной синхронизации при модуляции спинальных сетей методом ЧССМ

Дыхательные параметры

Различий в дыхательных параметрах в положении стоя между участниками групп ПЗ и ПН не было выявлено. Средняя ЧД составила 16 ± 3 цикла в минуту. Среднее $T_{\text{вдох}} = 1.3 \pm 0.2$ секунды, $T_{\text{выдох}} = 2.0 \pm 0.4$ секунды. При стимуляции L1 и T11 ЧССМ значимых изменений также не наблюдалось ($p < 0.05$).

В положении сидя различий между группами ПЗ и ПН также не было выявлено. Средняя ЧД составила 17 ± 3 цикла в минуту, $T_{\text{вдох}} = 1.4 \pm 0.3$ секунды, $T_{\text{выдох}} = 2.1 \pm 0.5$ секунды.; при стимуляции L1 и T11 ЧССМ значимых изменений также не отмечено ($p < 0.05$).

Полученные значения ЧД и $T_{\text{выдох}}$ в контрольных условиях стоя и сидя соответствуют диапазонам, рассчитанным методом спирометрии в первом сравнительном исследовании (раздел 3.2.1).

Стимуляция L1 и T11 ЧССМ не вызвала изменений анализируемых дыхательных параметров ни в положении сидя, ни в положении стоя.

Однако, в предыдущих исследованиях сообщалось об увеличении ЧД и снижении дыхательного объёма при стимуляции на уровне T11-T12 в положении на боку (Minyaeva et al., 2017, 2019). Авторы предположили, что одной из возможных причин изменения дыхательных параметров является прямое возбуждение брюшных мышц биполярными электрическими импульсами, используемыми для ЧССМ (Minyaeva et al., 2019). В этих исследованиях катод располагался на спине, а пара анодов – на передней поверхности тела, над подвздошными гребнями. При биполярной стимуляции передние электроды в течение половины импульса выполняют функцию анодов, а в другую половину – катодов, что делает возможным прямую активацию мышц живота. В нашем исследовании использовались монополярные импульсы, при которых прямое воздействие на брюшные дыхательные мышцы было исключено.

Отсутствие изменений дыхательных параметров при ЧССМ на уровне позвонков L1 и T11 в положении сидя указывает, что стимуляция с применёнными параметрами не влияет на дыхательные движения у молодых здоровых людей. Аналогично, эффекта ЧССМ на дыхание в положении стоя также не выявлено.

Следовательно, все наблюдаемые эффекты ЧССМ на постуральную устойчивость связаны исключительно с модуляцией спинальных сетей, регулирующих позу.

Постурально-респираторная синхронизация

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.

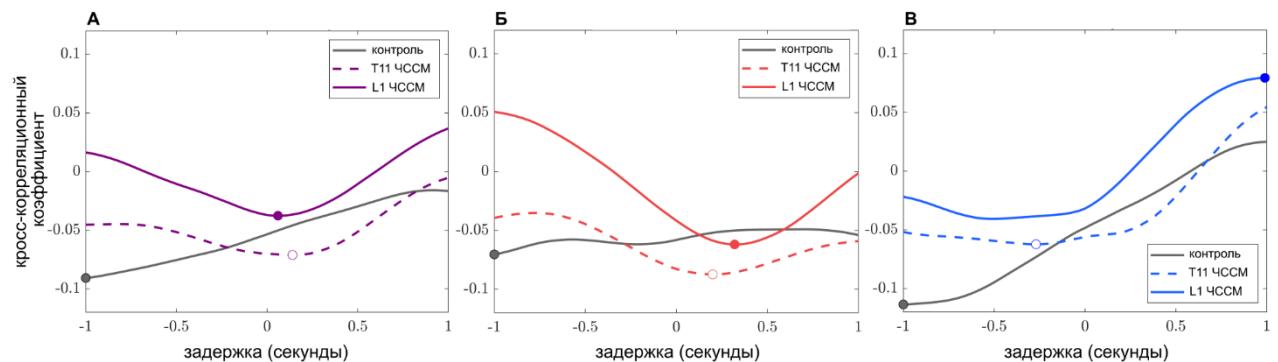


Рисунок 3.3. Усреднённые функции кросс-корреляции и соответствующие задержки между дыхательной кривой и смещением центра давления в сагиттальной плоскости в А – общей группе, а также у Б – группы ПЗ и В – группы ПН в контроле и при ЧССМ в положении стоя.

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 усилинию 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: низкопороговые 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 исходящих 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 mA, 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 плетизмография 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 чрепокожной 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бернштейн Н.А. О построении движений. – 1947. – 255 с.
2. Герасименко Ю.П. Генераторы шагательных движений человека: спинальные механизмы их активации // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2002. – Т. 36. – № 3. – С. 14–24.
3. Герасименко Ю.П. Спинальные механизмы регуляции двигательной активности в отсутствие супраспинальных влияний: автореф. дис. д-ра биол. наук. – Санкт-Петербург. – 2000.
4. Гурфинкель В.С., Коц Я.М., Пальцев Е.И., Фельдман А.Г. Организация межсуставного взаимодействия на примере компенсации дыхательных возмущений ортографической позы человека // 1966. – С. 310–321.
5. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С. Концепция схемы тела и моторный контроль // Интеллектуальные процессы и их моделирование. Организация движений. – М.: Наука, 1991. – С. 59.
6. Гурфинкель Е.В. Механический анализ методики стабилографии // 1974. – Т. 1. – № 5. – С. 122–124.
7. Левик Ю.С. Нейробиология системы внутреннего представления собственного тела: введение в проблему и прикладные аспекты // Современная зарубежная психология. – 2012. – Т. 1. – № 2. – С. 97–110.
8. Магнус Р., Бауэр И., Бенуа Н. Установка тела: экспериментально-физиологические исследования отдельных определяющих установку тела рефлексов, их взаимных влияний и их расстройств. – М.: АН СССР, 1962.
9. Мошонкина Т.Р., Мусиенко П.Е., Богачева И.Н., Щербакова Н.А., Никитин О.А., Савохин А.А., Макаровский А.Н., Городничев Р.М., Герасименко Ю.П. Регуляция локомоторной активности при помощи эпидуральной и чрескожной электрической стимуляции спинного мозга у животных и человека // Ульяновский медико-биологический журнал. – 2012. – № 3. – С. 129–137.
10. Мусиенко П.Е. Спинально-стволовые механизмы интегративного контроля позы и локомоции: автореф. дис. канд. наук. – Санкт-Петербург. – 2014.

11. Нотченко А., Талис В., Казенников О. Распределение веса при поворотах в условиях симметричного и несимметричного стояния // 2015.
12. Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. – 2-е изд. – М.; Л.: Гос. изд-во, 1927. – 372 с.
13. Тимофеева О.П., Андреева И.Г., Гвоздева А.П. Динамика показателей вертикальной позы человека при прослушивании приближающихся спереди и сзади шагов // Российский Физиологический Журнал им. И.М. Сеченова. – 2021. – Т. 107. – № 12. – С. 1597–1610.
14. Тимофеева О.П., Гвоздева А.П., Боброва Е.В., Андреева И.Г. Постуральные колебания у людей с разным когнитивным стилем при ожидании слуховой информации о движении // Журнал Высшей Нервной Деятельности им. И.П. Павлова. – 2020. – Т. 70. – № 6. – С. 752–762.
15. Тимофеева О.П., Гвоздева А.П., Боброва Е.В., Андреева И.Г. Постуральные реакции в ожидании слуховой информации о движении // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2019. – Т. 55. – № 6. – С. 451–454.
16. Шик М.Л. Управление наземной локомоцией млекопитающих животных // Физиология движений. Ленинград. – 1976. – С. 234–275.
17. Щербакова Н.А., Богачева И.Н., Гришин А.А., Мошонкина Т.Р., Городничев Р.М., Герасименко Ю.П. Исследование межконечностных взаимодействий у человека при неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2019. – Т. 105. – № 12. – С. 1581–1592.
18. Adams M.M., Hicks A.L. Spasticity after spinal cord injury // Spinal Cord. – 2005. – V. 43. – № 10. – P. 577–586.
19. Ali M., Elsayed A., Mendez A., Savaria Y., Sawan M. Contact and remote breathing rate monitoring techniques: a review // IEEE Sensors Journal. – 2021. – V. 21. – № 13. – P. 14569–14586.
20. Andreeva I.G., Gvozdeva A.P., Bobrova E.V., Gerasimenko Y.P. Differences in the postural responses to approaching and receding sound images in subjects with

- different perceptual styles // Doklady Biological Sciences. – 2018. – V. 482. – № 1. – P. 178–181.
21. Angeli C.A., Boakye M., Morton R.A., Vogt J., Benton K., Chen Y., Ferreira C.K., Harkema S.J. Recovery of over-ground walking after chronic motor complete spinal cord injury // The New England Journal of Medicine. – 2018. – V. 379. – № 13. – P. 1244–1250.
 22. Angeli C.A., Edgerton V.R., Gerasimenko Y.P., Harkema S.J. Altering spinal cord excitability enables voluntary movements after chronic complete paralysis in humans // Brain. – 2014. – V. 137. – № 5. – P. 1394–1409.
 23. Barss T.S., Parhizi B., Porter J., Mushahwar V.K. Neural substrates of transcutaneous spinal cord stimulation: neuromodulation across multiple segments of the spinal cord // Journal of Clinical Medicine. – 2022. – V. 11. – № 3. – P. 639.
 24. Benavides F.D., Jo H.J., Lundell H., Edgerton V.R., Gerasimenko Y., Perez M.A. Cortical and subcortical effects of transcutaneous spinal cord stimulation in humans with tetraplegia // The Journal of Neuroscience. – 2020. – V. 40. – № 13. – P. 2633–2643.
 25. Bernshtein N.A. The Co-ordination and Regulation of Movements. – Pergamon Press. – 1967. – 226 p.
 26. Bhatt S.P., Balte P.P., Schwartz J.E., Cassano P.A., Couper D., Jacobs D.R., Kalhan R., O'Connor G.T., Yende S., Sanders J.L. Discriminative accuracy of FEV1:FVC thresholds for COPD-related hospitalization and mortality // JAMA. – 2019. – V. 321. – № 24. – P. 2438–2447.
 27. Błaszczyk J.W., Klonowski W. Postural stability and fractal dynamics // Acta Neurobiologiae Experimentalis. – 2001. – V. 61. – № 2. – P. 105–112.
 28. Borkowski R., Błażkiewicz M. Postural reactions to external mediolateral perturbations: a review // Applied Sciences. – 2023. – V. 13. – № 3. – P. 1696.
 29. Buzsáki G. The "Where is it?" reflex: autoshaping the orienting response // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. – 1982. – V. 37. – P. 461–484.

30. Capogrosso M., Milekovic T., Borton D., Wagner F., Moraud E.M., Mignardot J.-B., Buse N., Gandar J., Barraud Q., Xing D. A brain–spine interface alleviating gait deficits after spinal cord injury in primates // *Nature*. – 2016. – V. 539. – № 7628. – P. 284–288.
31. Capogrosso M., Wenger N., Raspopovic S., Musienko P., Beauparlant J., Luciani L.B., Courtine G., Micera S. A computational model for epidural electrical stimulation of spinal sensorimotor circuits // *Journal of Neuroscience*. – 2013. – V. 33. – № 49. – P. 19326–19340.
32. Carrera R.M., Omofuma I., Yasin B., Agrawal S.K. The effect of transcutaneous spinal cord stimulation on standing postural control in healthy adults // *IEEE Robotics and Automation Letters*. – 2022. – V. 7. – № 3. – P. 8268–8275.
33. Chen C.-L., Lou S.-Z., Wu H.-W., Wu S.-K., Yeung K.-T., Su F.-C. Effects of the type and direction of support surface perturbation on postural responses // *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*. – 2014. – V. 11. – № 1. – P. 50.
34. Chen X., Qu X. Influence of affective auditory stimuli on balance control during static stance // *Ergonomics*. – 2017. – V. 60. – № 3. – P. 404–409.
35. Chen Y.-S., Zhou S. Soleus H-reflex and its relation to static postural control // *Gait & Posture*. – 2011. – V. 33. – № 2. – P. 169–178.
36. CLSI EP09-2013. Measurement procedure comparison and bias estimation using patient samples; approved guideline. – Clinical and Laboratory Standards Institute. – Wayne, PA. – 2013.
37. Courtine G., Gerasimenko Y., van den Brand R., Yew A., Musienko P., Zhong H., Song B., Ao Y., Ichiyama R.M., Lavrov I. Transformation of nonfunctional spinal circuits into functional states after the loss of brain input // *Nature Neuroscience*. – 2009. – V. 12. – № 10. – P. 1333–1342.
38. Courtine G., Harkema S.J., Dy C.J., Gerasimenko Y.P., Dyhre-Poulsen P. Modulation of multisegmental monosynaptic responses in a variety of leg muscles during walking and running in humans // *The Journal of Physiology*. – 2007. – V. 582. – № 3. – P. 1125–1139.

39. Crasta J.E., Thaut M.H., Anderson C.W., Davies P.L., Gavin W.J. Auditory priming improves neural synchronization in auditory-motor entrainment // *Neuropsychologia*. – 2018. – V. 117. – P. 102–112.
40. Danner S.M., Krenn M., Hofstoetter U.S., Toth A., Mayr W., Minassian K. Body position influences which neural structures are recruited by lumbar transcutaneous spinal cord stimulation // *PLOS ONE*. – 2016. – V. 11. – № 1. – P. e0147479.
41. de Freitas P.B., Freitas S.M.S.F., Duarte M., Latash M.L., Zatsiorsky V.M. Effects of joint immobilization on standing balance // *Human Movement Science*. – 2009. – V. 28. – № 4. – P. 515–528.
42. Deliagina T.G., Beloozerova I.N., Orlovsky G.N., Zelenin P.V. Contribution of supraspinal systems to generation of automatic postural responses // *Frontiers in Integrative Neuroscience*. – 2014. – V. 8.
43. Deliagina T.G., Beloozerova I.N., Zelenin P.V., Orlovsky G.N. Spinal and supraspinal postural networks // *Brain Research Reviews*. – 2008. – V. 57. – № 1. – P. 212–221.
44. Deliagina T.G., Orlovsky G.N., Zelenin P.V., Beloozerova I.N. Neural bases of postural control // *Physiology (Bethesda, Md.)*. – 2006. – V. 21. – P. 216–225.
45. Dijkstra B.W., Bekkers E.M.J., Gilat M., de Rond V., Hardwick R.M., Nieuwboer A. Functional neuroimaging of human postural control: a systematic review with meta-analysis // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. – 2020. – V. 115. – P. 351–362.
46. Dimitrijevic M.R., Gerasimenko Y., Pinter M.M. Evidence for a spinal central pattern generator in humans // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 1998. – V. 860. – P. 360–376.
47. Draper N.R., Smith H. *Applied Regression Analysis*. – John Wiley & Sons. – 1998. – 736 p.
48. Duarte M., Watanabe R.N. *Postural control in humans: theories, modeling, and quantification*. – Cham: Springer International Publishing. – 2023.

49. Dy C.J., Gerasimenko Y.P., Edgerton V.R., Dyhre-Poulsen P., Courtine G., Harkema S.J. Phase-dependent modulation of percutaneously elicited multisegmental muscle responses after spinal cord injury // *Journal of Neurophysiology*. – 2010. – V. 103. – № 5. – P. 2808–2820.
50. Elias L.A., Watanabe R.N., Kohn A.F. Spinal mechanisms may provide a combination of intermittent and continuous control of human posture: predictions from a biologically based neuromusculoskeletal model // *PLOS Computational Biology*. – 2014. – V. 10. – № 11. – P. e1003944.
51. Fukson O.I., Berkinblit M.B., Feldman A.G. The spinal frog takes into account the scheme of its body during the wiping reflex // *Science*. – 1980. – V. 209. – № 4462. – P. 1261–1263.
52. Gad P., Hastings S., Zhong H., Seth G., Kandhari S., Edgerton V.R. Transcutaneous spinal neuromodulation reorganizes neural networks in patients with cerebral palsy // *Neurotherapeutics*. – 2021. – V. 18. – № 3. – P. 1953–1962.
53. Gal J.-P.L., Juvin L., Cardoit L., Thoby-Brisson M., Morin D. Remote control of respiratory neural network by spinal locomotor generators // *PLOS ONE*. – 2014. – V. 9. – № 2. – P. e89670.
54. Gandevia S.C., Butler J.E., Hodges P.W., Taylor J.L. Balancing acts: respiratory sensations, motor control and human posture // *Clinical and Experimental Pharmacology & Physiology*. – 2002. – V. 29. – № 1–2. – P. 118–121.
55. Gatev P., Thomas S., Kepple T., Hallett M. Feedforward ankle strategy of balance during quiet stance in adults // *The Journal of Physiology*. – 1999. – V. 514. – № 3. – P. 915–928.
56. Gelfand I.M., Gurfinkel V.S., Orlovskii G.N., Paltsev E.I., Severin F.V., Fel'dman A.G., Shik M.L. Control of certain types of movements // *IFAC Proceedings Volumes*. – 1968. – V. 2. – № 4. – P. 438–443.
57. Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Moshonkina T., Sayenko D., Gad P., Edgerton V.R. Transcutaneous electrical spinal-cord stimulation in humans // *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*. – 2015. – V. 58. – № 4. – P. 225–231.

58. Gerasimenko Y., Roy R.R., Edgerton V.R. Epidural stimulation: comparison of the spinal circuits that generate and control locomotion in rats, cats and humans // Experimental Neurology. – 2008. – V. 209. – № 2. – P. 417–425.
59. Gerasimenko Y.P., Lavrov I.A., Courtine G., Ichiyama R.M., Dy C.J., Zhong H., Roy R.R., Edgerton V.R. Spinal cord reflexes induced by epidural spinal cord stimulation in normal awake rats // Journal of Neuroscience Methods. – 2006. – V. 157. – № 2. – P. 253–263.
60. Gerasimenko Y.P., McKinney Z., Sayenko D.G., Gad P., Gorodnichev R.M., Grundfest W., Edgerton V.R., Kozlovskaya I.B. Spinal and sensory neuromodulation of spinal neuronal networks in humans // Human Physiology. – 2017. – V. 43. – № 5. – P. 492–500.
61. Ghulyan V., Paolino M., Lopez C., Dumitrescu M., Lacour M. A new translational platform for evaluating aging or pathology-related postural disorders // Acta Oto-Laryngologica. – 2005. – V. 125. – № 6. – P. 607–617.
62. Gorodnichev R.M., Pivovarova E.A., Puhov A., Moiseev S.A., Savochin A.A., Moshonkina T.R., Chsherbakova N.A., Kilimnik V.A., Selionov V.A., Kozlovskaya I.B. Transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord: a noninvasive tool for the activation of stepping pattern generators in humans // Human Physiology. – 2012. – V. 38. – № 2. – P. 158–167.
63. Gorodnichev R.M., Pukhov A.M., Moiseev S.A., Ivanov S.M., Markevich V.V., Bogacheva I.N., Grishin A.A., Moshonkina T.R., Gerasimenko Yu.P. Regulation of gait cycle phases during noninvasive electrical stimulation of the spinal cord // Human Physiology. – 2021. – V. 47. – № 1. – P. 60–69.
64. Gorman B.T., Gill C., Etzelmüller M., O'Keeffe C., Reilly R.B., Fleming N. The influence of body position on the resting motor threshold of posterior root-muscle reflexes evoked via transcutaneous spinal cord stimulation // Journal of Clinical Medicine. – 2024. – V. 13. – № 17. – P. 5008.
65. Gottschaldt K., University of California. Gottschaldt Figures Test. – 2012.

66. Günther M., Grimmer S., Siebert T., Blickhan R. All leg joints contribute to quiet human stance: a mechanical analysis // Journal of Biomechanics. – 2009. – V. 42. – № 16. – P. 2739–2746.
67. Gurfinkel V.S., Ivanenko Y.P., Levik Y.S., Babakova I.A. Kinesthetic reference for human orthograde posture // Neuroscience. – 1995. – V. 68. – № 1. – P. 229–243.
68. Gurfinkel V.S., Shik M.L. The control of posture and locomotion. – Boston, MA: Springer US. – 1974.
69. Hayes J., Allinson C.W. Cognitive style and its relevance for management practice // British Journal of Management. – 1994. – V. 5. – № 1. – P. 53–71.
70. Hodges P.W., Eriksson A.E.M., Shirley D., Gandevia S.C. Intra-abdominal pressure increases stiffness of the lumbar spine // Journal of Biomechanics. – 2005. – V. 38. – № 9. – P. 1873–1880.
71. Hodges P.W., Gandevia S.C. Activation of the human diaphragm during a repetitive postural task // The Journal of Physiology. – 2000. – V. 522. – № 1. – P. 165–175.
72. Hofstoetter U.S., Freundl B., Binder H., Minassian K. Common neural structures activated by epidural and transcutaneous lumbar spinal cord stimulation: elicitation of posterior root-muscle reflexes // PLOS ONE. – 2018. – V. 13. – № 1. – P. e0192013.
73. Hofstoetter U.S., Freundl B., Danner S.M., Krenn M.J., Mayr W., Binder H., Minassian K. Transcutaneous spinal cord stimulation induces temporary attenuation of spasticity in individuals with spinal cord injury // Journal of Neurotrauma. – 2020. – V. 37. – № 3. – P. 481–493.
74. Horak F.B., Nashner L.M. Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations // Journal of Neurophysiology. – 1986. – V. 55. – № 6. – P. 1369–1381.
75. Horak F.B., Nashner L.M., Diener H.C. Postural strategies associated with somatosensory and vestibular loss // Experimental Brain Research. – 1990. – V. 82. – № 1. – P. 167–177.

76. Ioffe M.E., Chernikova L.A., Ustinova K.I. Role of cerebellum in learning postural tasks // *Cerebellum*. – 2007. – V. 6. – № 1. – P. 87–94.
77. IOR Gait Overview [HAS-Motion Software Documentation].
78. Isableu B., Ohlmann T., Crémieux J., Amblard B. Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control // *Experimental Brain Research*. – 2003. – V. 150. – № 2. – P. 208–221.
79. Isableu B., Ohlmann T., Cremieux J., Vuillerme N., Amblard B., Gresty M.A. Individual differences in the ability to identify, select and use appropriate frames of reference for perceptuo-motor control // *Neuroscience*. – 2010. – V. 169. – № 3. – P. 1199–1215.
80. Ivanenko Y., Gurfinkel V.S. Human postural control // *Frontiers in Neuroscience*. – 2018. – V. 12. – P. 171.
81. Jacobs J.V., Horak F.B. Cortical control of postural responses // *Journal of Neural Transmission*. – 2007. – V. 114. – № 10. – P. 1339–1348.
82. Jordan L.M. Initiation of locomotion from the mammalian brainstem. – London: Palgrave Macmillan UK. – 1986.
83. Joseph L., Butera R.J. High-frequency stimulation selectively blocks different types of fibers in frog sciatic nerve // *IEEE Trans. on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*. – 2011. – V. 19. – № 5. – P. 550–557.
84. Kazennikov O., Solopova I., Talis V., Ioffe M. Anticipatory postural adjustment: the role of motor cortex in the natural and learned bimanual unloading // *Experimental Brain Research*. – 2008. – V. 186. – № 2. – P. 215–223.
85. Keith R.W. Development and standardization of SCAN-C test for auditory processing disorders in children // *Journal of the American Academy of Audiology*. – 2022. – V. 11. – P. 438–445.
86. Keller A., Singh G., Sommerfeld J.H., King M., Parikh P., Ugiliweneza B., D'Amico J., Gerasimenko Y., Behrman A.L. Noninvasive spinal stimulation safely enables upright posture in children with spinal cord injury // *Nature Communications*. – 2021. – V. 12. – № 1. – P. 5850.

87. Kendall F.P., McCreary E.K., Provance P.G. *Muscles, testing and function: with posture and pain.* – Williams & Wilkins. – 1993.
88. Kottner J., Audige L., Brorson S., Donner A., Gajewski B.J., Hróbjartsson A., Roberts C., Shoukri M., Streiner D.L. Guidelines for reporting reliability and agreement studies (GRRAS) were proposed // International Journal of Nursing Studies. – 2011. – V. 48. – № 6. – P. 661–671.
89. Kozhevnikov M. Cognitive styles in the context of modern psychology: toward an integrated framework of cognitive style // Psychological Bulletin. – 2007. – V. 133. – № 3. – P. 464–481.
90. Krenn M., Toth A., Danner S.M., Hofstoetter U.S., Minassian K., Mayr W. Selectivity of transcutaneous stimulation of lumbar posterior roots at different spinal levels in humans // Biomedical Engineering / Biomedizinische Technik. – 2013.
91. Larsson M., Nagi S.S. Role of C-tactile fibers in pain modulation: animal and human perspectives // Current Opinion in Behavioral Sciences. – 2022. – V. 43. – P. 138–144.
92. Latash M.L. Muscle coactivation: definitions, mechanisms, and functions // Journal of Neurophysiology. – 2018. – V. 120. – № 1. – P. 88–104.
93. Lavrov I., Gerasimenko Y.P., Ichiyama R.M., Courtine G., Zhong H., Roy R.R., Edgerton V.R. Plasticity of spinal cord reflexes after a complete transection in adult rats: relationship to stepping ability // Journal of Neurophysiology. – 2006. – V. 96. – № 4. – P. 1699–1710.
94. Le Gal J.-P., Juvin L., Cardoit L., Morin D. Bimodal respiratory-locomotor neurons in the neonatal rat spinal cord // The Journal of Neuroscience. – 2016. – V. 36. – № 3. – P. 926–937.
95. Leardini A., Sawacha Z., Paolini G., Ingrosso S., Nativo R., Benedetti M.G. A new anatomically based protocol for gait analysis in children // Gait & Posture. – 2007. – V. 26. – № 4. – P. 560–573.
96. Li T., Chen J. Spinal cord stimulation for functional restoration in spinal cord injury: a narrative review // Cureus. – 2025. – V. 17. – № 2. – P. e78610.

97. Lobov G.I., Gerasimenko Yu.P., Moshonkina T.R. Modulation of blood flow in the skin of human legs during transcutaneus electrical stimulation of the spinal cord // Human Physiology. – 2020. – V. 46. – № 4. – P. 384–390.
98. Macpherson J.M., Fung J., Jacobs R. Postural orientation, equilibrium, and the spinal cord // Advances in Neurology. – 1997. – V. 72. – P. 227–232.
99. Mademli L., Mavridi D., Bohm S., Patikas D.A., Santuz A., Arampatzis A. Standing on unstable surface challenges postural control of tracking tasks and modulates neuromuscular adjustments specific to task complexity // Scientific Reports. – 2021. – V. 11. – № 1. – P. 6122.
100. Magnus R. Körperstellung. – Berlin, Heidelberg: Springer. – 1924.
101. Mainenti M.R.M., De Oliveira L.F., De Melo Tavares De Lima M.A., Nadal J. Stabilometric signal analysis in tests with sound stimuli // Experimental Brain Research. – 2007. – V. 181. – P. 229–236.
102. Manor B.D., Hu K., Peng C.-K., Lipsitz L.A., Novak V. Posturo-respiratory synchronization: effects of aging and stroke // Gait & Posture. – 2012. – V. 36. – № 2. – P. 254–259.
103. Manson G.A., Calvert J.S., Billot M., Moraud E.M., Wenger N., Gandar J., Hitz L., Salel P., Hoover C., Holz S., Farivar R., DiGiovanna J., Courtine G., Micera S., Bloch J. Transcutaneous spinal stimulation alters cortical and subcortical activation patterns during mimicked-standing: a proof-of-concept fMRI study // NeuroImage: Reports. – 2022. – V. 2. – № 2. – P. 100090.
104. Manson G.A., Calvert J.S., Ling J., Tychhon B., Ali A., Sayenko D.G. The relationship between maximum tolerance and motor activation during transcutaneous spinal stimulation is unaffected by the carrier frequency or vibration // Physiological Reports. – 2020. – V. 8. – № 5. – P. e14397.
105. Marchese S.M., Farinelli V., Bolzoni F., Esposti R., Cavallari P. Overview of the cerebellar function in anticipatory postural adjustments and of the compensatory mechanisms developing in neural dysfunctions // Applied Sciences. – 2020. – V. 10. – № 15. – P. 5088.

106. Martin Bland J., Altman D.G. Statistical methods for assessing agreement between two methods of clinical measurement // *The Lancet*. – 1986. – V. 327. – № 8476. – P. 307–310.
107. Massaroni C., Nicolo A., Sacchetti M., Schena E. Contactless methods for measuring respiratory rate: a review // *IEEE Sensors Journal*. – 2021. – V. 21. – № 11. – P. 12821–12839.
108. Massey S., Konig D., Upadhyay P., Evcil Z.B., Melin R., Fatima M., Hannah R., Duffell L. The effects of transcutaneous spinal cord stimulation delivered with and without high-frequency modulation on spinal and corticospinal excitability // *Artificial Organs*. – 2024. – V. 48. – № 3. – P. 297–308.
109. McCall A.A., Miller D.M., Yates B.J. Descending influences on vestibulospinal and vestibulosympathetic reflexes // *Frontiers in Neurology*. – 2017. – V. 8. – P. 112.
110. Megía García A., Serrano-Muñoz D., Taylor J., Avendaño-Coy J., Gómez-Soriano J. Transcutaneous spinal cord stimulation and motor rehabilitation in spinal cord injury: a systematic review // *Neurorehabilitation and Neural Repair*. – 2020. – V. 34. – № 1. – P. 3–12.
111. Mendez A., Islam R., Latypov T., Basa P., Joseph O.J., Knudsen B., Siddiqui A.M., Summer P., Staehnke L.J., Grahn P.J. Segment-specific orientation of the dorsal and ventral roots for precise therapeutic targeting of human spinal cord // *Mayo Clinic Proceedings*. – 2021. – V. 96. – № 6. – P. 1426–1437.
112. Minassian K., Persy I., Rattay F., Dimitrijevic M.R., Hofer C., Kern H. Posterior root-muscle reflexes elicited by transcutaneous stimulation of the human lumbosacral cord // *Muscle & Nerve*. – 2007. – V. 35. – № 3. – P. 327–336.
113. Minyaeva A.V., Moiseev S.A., Pukhov A.M., Savokhin A.A., Gerasimenko Y.P., Moshonkina T.R. Response of external inspiration to the movements induced by transcutaneous spinal cord stimulation // *Human Physiology*. – 2017. – V. 43. – № 5. – P. 524–531.
114. Minyaeva A.V., Moiseev S.A., Pukhov A.M., Shcherbakova N.A., Gerasimenko Yu.P., Moshonkina T.R. Dependence of respiratory reaction on the intensity of

- locomotor response to transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord // Human Physiology. – 2019. – V. 45. – № 3. – P. 262–270.
115. Mori S. Integration of posture and locomotion in acute decerebrate cats and in awake, freely moving cats // Progress in Neurobiology. – 1987. – V. 28. – № 2. – P. 161–195.
116. Mori S., Kawahara K., Sakamoto T. Supraspinal aspects of locomotion in the mesencephalic cat // Symposia of the Society for Experimental Biology. – 1983. – V. 37. – P. 445–468.
117. Morita H., Petersen N., Christensen L. o. d., Sinkjær T., Nielsen J. Sensitivity of H-reflexes and stretch reflexes to presynaptic inhibition in humans // Journal of Neurophysiology. – 1998. – V. 80. – № 2. – P. 610–620.
118. Moshonkina T.R., Grishin A.A., Bogacheva I.N., Gorodnichev R.M., Ovechkin A., Siu R., Edgerton V.R., Gerasimenko Y. Novel non-invasive strategy for spinal neuromodulation to control human locomotion // 2021. – № 14. – P. 622533.
119. Moshonkina T.R., Shandybina 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. – № 2. – P. 175–182.
120. Moshonkina T.R., Shamantseva N.D., Ananyev S.S., Lyakhovetskii V.A., Savenkova A.A., Ignatova T.S., Gerasimenko Y.P. A new technology for gait regulation in children with cerebral palsy // Human Physiology. – 2024. – V. 50. – № 6.
121. Moshonkina T.R., Zharova E.N., Ananев S.S., Shandybina N.D., Vershinina E.A., Lyakhovetskii V.A., Grishin A.A., Shlyakhto E.V., Gerasimenko Y.P. A new technology for recovery of locomotion in patients after a stroke // Doklady Biochemistry and Biophysics. – 2022. – V. 507. – № 1. – P. 353–356.
122. Musienko P., Courtine G., Tibbs J.E., Kilimnik V., Savochin A., Garfinkel A., Roy R.R., Edgerton V.R., Gerasimenko Y. Somatosensory control of balance during

- locomotion in decerebrated cat // Journal of Neurophysiology. – 2012. – V. 107. – № 8. – P. 2072–2082.
123. Nashner L.M., McCollum G. The organization of human postural movements: a formal basis and experimental synthesis // Behavioral and Brain Sciences. – 1985. – V. 8. – № 1. – P. 135–150.
124. Novikov A., Maldova M., Shandybina N., Shalmiev I., Shoshina E., Epoyan N., Moshonkina T. First use of non-invasive spinal cord stimulation in motor rehabilitation of children with spinal muscular atrophy // Life. – 2023. – V. 13. – № 2. – P. 449.
125. Nyamukuru M., Odame K. Extracting fractional inspiratory time from electrocardiograms. – 2021.
126. O'Reilly J.X., Mesulam M.M., Nobre A.C. The cerebellum predicts the timing of perceptual events // The Journal of Neuroscience. – 2008. – V. 28. – № 9. – P. 2252–2260.
127. Omofuma I., Carrera R., King-Ori J., Agrawal S.K. The effect of transcutaneous spinal cord stimulation on the balance and neurophysiological characteristics of young healthy adults // Wearable Technologies. – 2024. – V. 5. – P. e3.
128. Ovechkin A., Moshonkina T., Shandybina N., Lyakhovetskii V., Gorodnichev R., Moiseev S., Siu R., Gerasimenko Y. Transcutaneous spinal cord stimulation facilitates respiratory functional performance in patients with post-acute COVID-19 // Life. – 2023. – V. 13. – № 7. – P. 1563.
129. Paillard T., Noé F. Does monopedal postural balance differ between the dominant leg and the non-dominant leg? A review // Human Movement Science. – 2020. – V. 74. – P. 102686.
130. Paillard T., Noé F. Techniques and methods for testing the postural function in healthy and pathological subjects // BioMed Research International. – 2015. – V. 2015. – P. 891390.
131. Palmisano S., Apthorp D., Seno T., Stapley P.J. Spontaneous postural sway predicts the strength of smoothvection // Experimental Brain Research. – 2014. – V. 232. – № 4. – P. 1185–1191.

132. Pitts J., Bhatt T. Effects of mentally induced fatigue on balance control: a systematic review // Experimental Brain Research. – 2023. – V. 241. – № 1. – P. 13–30.
133. Poppele R., Bosco G. Sophisticated spinal contributions to motor control // Trends in Neurosciences. – 2003. – V. 26. – № 5. – P. 269–276.
134. Rattay F., Minassian K., Dimitrijevic M.R. Epidural electrical stimulation of posterior structures of the human lumbosacral cord: quantitative analysis by computer modeling // Spinal Cord. – 2000. – V. 38. – № 8. – P. 473–489.
135. Reynolds N., Al Khalili Y. Neuroanatomy, tectospinal tract // StatPearls. – Treasure Island (FL): StatPearls Publishing, 2025.
136. Roberts B.W.R., Atkinson D.A., Manson G.A., Markley R., Kaldis T., Britz G.W., Horner P.J., Vette A.H., Sayenko D.G. Transcutaneous spinal cord stimulation improves postural stability in individuals with multiple sclerosis // Multiple Sclerosis and Related Disorders. – 2021. – V. 52.
137. Romagnoli I., Lanini B., Binazzi B., Bianchi R., Coli C., Stendardi L., Gigliotti F., Scano G. Optoelectronic plethysmography has improved our knowledge of respiratory physiology and pathophysiology // Sensors (Basel, Switzerland). – 2008. – V. 8. – № 12. – P. 7951–7972.
138. Roy F.D., Gibson G., Stein R.B. Effect of percutaneous stimulation at different spinal levels on the activation of sensory and motor roots // Experimental Brain Research. – 2012. – V. 223. – № 2. – P. 281–289.
139. Rudolph K.S., Axe M.J., Snyder-Mackler L. Dynamic stability after ACL injury: who can hop? // Knee Surgery, Sports Traumatology, Arthroscopy. – 2000. – V. 8. – № 5. – P. 262–269.
140. Runge C.F., Shupert C.L., Horak F.B., Zajac F.E. Ankle and hip postural strategies defined by joint torques // Gait & Posture. – 1999. – V. 10. – № 2. – P. 161–170.
141. Sasaki A., Nagae H., Furusaka Y., Yasukawa K., Shigetoh H., Kodama T., Miyazaki J. Visual deprivation's impact on dynamic posture control of trunk: a

- comprehensive sensing information analysis of neurophysiological mechanisms // Sensors. – 2024. – V. 24. – № 17. – P. 5849.
142. Sayenko D.G., Atkinson D.A., Dy C.J., Gurley K.M., Smith V.L., Angeli C., Harkema S.J., Edgerton V.R., Gerasimenko Y.P. Spinal segment-specific transcutaneous stimulation differentially shapes activation pattern among motor pools in humans // Journal of Applied Physiology. – 2015. – V. 118. – № 11. – P. 1364–1374.
 143. Sayenko D.G., Rath M., Ferguson A.R., Burdick J.W., Havton L.A., Edgerton V.R., Gerasimenko Y.P. Self-assisted standing enabled by non-invasive spinal stimulation after spinal cord injury // Journal of Neurotrauma. – 2019. – V. 36. – № 9. – P. 1435–1450.
 144. Sharrard W.J.W. The segmental innervation of the lower limb muscles in man // Annals of The Royal College of Surgeons of England. – 1964. – V. 35. – № 2. – P. 106–122.
 145. Sherrington C.S. Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing // The Journal of Physiology. – 1910. – V. 40. – № 1–2. – P. 28–121.
 146. Sherrington C.S. The integrative action of the nervous system. – Routledge. – 1906. – 37 p.
 147. Shik M.L., Severin F.V., Orlovsky G.N. Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mesencephalon // Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. – 1969. – V. 26. – № 5. – P. 549.
 148. Shrivastav S.R., DeVol C.R., Landrum V.M., Bjornson K.F., Roge D., Steele K.M., Moritz C.T. Transcutaneous spinal stimulation and short-burst interval treadmill training in children with cerebral palsy: a pilot study // IEEE Transactions on Biomedical Engineering. – 2024. – P. 1–12.
 149. Siedlecka B., Sobera M., Sikora A., Drzewowska I. The influence of sounds on posture control // Acta of Bioengineering and Biomechanics. – 2015. – V. 17. – № 3. – P. 96–102.

150. Soames R.W., Raper S.A. The influence of moving auditory fields on postural sway behaviour in man // European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology. – 1992. – V. 65. – № 3. – P. 241–245.
151. Solopova I.A., Sukhotina I.A., Zhvansky D.S., Ikoeva G.A., Vissarionov S.V., Baindurashvili A.G., Edgerton V.R., Gerasimenko Y.P., Moshonkina T.R. Effects of spinal cord stimulation on motor functions in children with cerebral palsy // Neuroscience Letters. – 2017. – V. 639. – P. 192–198.
152. Sonpeayung R., Tantisuwat A., Klinsophon T., Thaveeratitham P. Which body position is the best for chest wall motion in healthy adults? A meta-analysis // Respiratory Care. – 2018. – V. 63. – № 11. – P. 1439–1451.
153. Sunshine M.D., Sutor T.W., Fox E.J., Fuller D.D. Targeted activation of spinal respiratory neural circuits // Experimental Neurology. – 2020. – V. 328. – P. 113256.
154. Takakusaki K. Functional neuroanatomy for posture and gait control // Journal of Movement Disorders. – 2017. – V. 10. – № 1. – P. 1–17.
155. Thompson C., Bélanger M., Fung J. Effects of bilateral Achilles tendon vibration on postural orientation and balance during standing // Clinical Neurophysiology. – 2007. – V. 118. – № 11. – P. 2456–2467.
156. Todd N.P.M., Cody F.W. Vestibular responses to loud dance music: a physiological basis of the "rock and roll threshold"? // Journal of the Acoustical Society of America. – 2000. – V. 107. – № 1. – P. 496–500.
157. Tomilovskaya E., Shigueva T., Sayenko D., Rukavishnikov I., Kozlovskaya I. Dry immersion as a ground-based model of microgravity physiological effects // Frontiers in Physiology. – 2019. – V. 10. – P. 284.
158. Viseux F.J., Simoneau M., Billot M. A comprehensive review of pain interference on postural control: from experimental to chronic pain // Medicina. – 2022. – V. 58. – № 6. – P. 812.
159. Ward A.R. Electrical stimulation using kilohertz-frequency alternating current // Physical Therapy. – 2009. – V. 89. – № 2. – P. 181–190.

160. Wilhelm F.H., Roth W.T., Sackner M.A. The LifeShirt: an advanced system for ambulatory measurement of respiratory and cardiac function // Behavior Modification. – 2003. – V. 27. – № 5. – P. 671–691.
161. Wilson K.A. The auditory field: the spatial character of auditory experience // Ergo: an Open Access Journal of Philosophy. – 2023. – V. 9. – № 0.
162. Wilson V.J., Peterson B.W. Vestibulospinal and reticulospinal systems. – John Wiley & Sons, Ltd. – 2011.
163. Windhorst U. The spinal cord and its brain: representations and models. To what extent do forebrain mechanisms appear at brainstem spinal cord levels? // Progress in Neurobiology. – 1996. – V. 49. – № 5. – P. 381–414.
164. Winter D. Human balance and posture control during standing and walking // Gait & Posture. – 1995. – V. 3. – № 4. – P. 193–214.
165. Winter D.A., Prince F., Frank J.S., Powell C., Zabjek K.F. Unified theory regarding A/P and M/L balance in quiet stance // Journal of Neurophysiology. – 1996.
166. Witkin H. Cognitive styles in personal and cultural adaptation // Heinz Werner Lectures. – 1977.
167. Witkin H.A. A manual for the embedded figures tests. – 1971.
168. Witkin H.A., Asch S.E. Studies in space orientation; further experiments on perception of the upright with displaced visual fields // Journal of Experimental Psychology. – 1948. – V. 38. – № 6. – P. 762–782.
169. Witkin H.A., Dyk R.B., Fattuson H.F., Goodenough D.R., Karp S.A. Psychological differentiation: studies of development. – Oxford, England: Wiley. – 1962. – xii, 418 p.
170. Woollacott M., Shumway-Cook A. Attention and the control of posture and gait: a review of an emerging area of research // Gait & Posture. – 2002. – V. 16. – № 1. – P. 1–14.
171. Yang C., Veit N.C., McKenzie K.A., Aalla S., Kishta A., Embry K., Roth E.J., Lieber R.L., Jayaraman A. The effects of stimulation waveform and carrier frequency

- on tolerance and motor thresholds elicited by transcutaneous spinal cord stimulation in stroke // Clinical Neurophysiology Practice. – 2025. – V. 10. – P. 150–158.
172. Yost W. Fundamentals of hearing: an introduction. – Brill. – 2021. – 361 p.
173. Zakirova A.Z., Shigueva T.A., Tomilovskaya E.S., Kozlovskaya I.B. Effects of mechanical stimulation of sole support zones on the H-reflex characteristics under conditions of support unloading // Human Physiology. – 2015. – V. 41. – № 2. – P. 150–155.
174. Zelenin P.V., Lyalka V.F., Hsu L.-J., Orlovsky G.N., Deliagina T.G. Effects of reversible spinalization on individual spinal neurons // The Journal of Neuroscience. – 2013. – V. 33. – № 48. – P. 18987.
175. Zelenin P.V., Lyalka V.F., Orlovsky G.N., Deliagina T.G. Changes in activity of spinal postural networks at different time points after spinalization // Frontiers in Cellular Neuroscience. – 2019. – V. 13.
176. Zellers J.A., Brorsson A., Silbernagel K.G. Impact of seated and standing positions on triceps surae muscle activation in unilateral Achilles tendon rupture // Translational Sports Medicine. – 2020. – V. 3. – № 1. – P. 3–8.
177. Ziu E., Weisbrod L.J., Mesfin F.B. Spinal shock. – Treasure Island (FL): StatPearls Publishing. – 2025.