



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

ФАКУЛЬТЕТ ПСИХОЛОГИИ

На правах рукописи

Ковалёв Артём Иванович

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ
ИЛЛЮЗИИ ДВИЖЕНИЯ СОБСТВЕННОГО ТЕЛА

Специальность 19.00.02 – Психофизиология (психологические науки)

Диссертация
на соискание учёной степени кандидата психологических наук

Научный руководитель:
доктор психологических наук
Меньшикова Г.Я.

Москва – 2018

Содержание:

Введение	5
Глава 1. Проблема изучения иллюзии движения собственного тела человека в психологии и нейронауке	14
1.Современные представления об иллюзии движения собственного тела	14
1.1.Определение и виды иллюзии движения собственного тела	14
1.2. Теоретические подходы к исследованию иллюзии движения собственного тела	18
1.3. Функциональное значение иллюзии движения собственного тела для организации поведения	33
1.4. Проблема оценки выраженности иллюзии движения собственного тела	36
2. Экспериментальное изучение иллюзии движения собственного тела в психофизиологии и когнитивной психологии	39
2.1. Сенсорные и когнитивные факторы, влияющие на возникновение иллюзии движения собственного тела.	39
2.1.1. Влияние сенсорных факторов на возникновение иллюзии движения собственного тела	39
2.1.2. Влияние когнитивных факторов на возникновение иллюзии движения собственного тела	48
2.1.3. Влияние индивидуальных различий испытуемых на возникновение иллюзии движения собственного тела	53
2.1.4. Методические особенности использования систем виртуальной реальности для изучения иллюзии движения собственного тела.	56
2.2. Изучение мозговых механизмов иллюзии движения собственного тела	63
2.3. Роль глагодвигательной активности в возникновении иллюзии движения собственного тела.	72
2.4. Выводы из литературного обзора	79
Глава 2. Влияние сенсорного фактора «ширина угла обзора» на выраженность иллюзии движения собственного тела	83

Методика исследования	85
Результаты эксперимента №1	90
Обсуждение результатов эксперимента №1	102
Выводы по главе 2:	112
Глава 3. Влияние когнитивного фактора на возникновение иллюзии движения собственного тела	113
Методика исследования	118
Результаты эксперимента №2	119
Обсуждение результатов эксперимента №2	128
Выводы по главе 3	134
Глава 4. Изучение динамики нистагменных движений глаз во время переживания иллюзии движения собственного тела	135
Методика исследования	136
Результаты эксперимент №3	140
Обсуждение результатов эксперимента №3	147
Выводы по Главе 4	152
Глава 5. Общее обсуждение результатов диссертационного исследования	153
5.1. Модель формирования иллюзии движения собственного тела	153
5.2. Оценка эффективности использования технологии виртуальной реальности для изучения иллюзии движения собственного тела	164
Заключение	168
Общие выводы диссертационного исследования	170
Список литературы	172
Приложение №1. Пример расчёта общего балла опросника «Симуляторные расстройства»	201
Приложение №2. Общий вид и отдельные элементы системы виртуальной реальности CAVE	202
Приложение №3. Испытуемый в установке виртуальной реальности CAVE-	204

system во время проведения Эксперимента №1.	
Приложение №4. Интерфейс программы Virtools 4.0.	205
Приложение №5. Интерфейс программы BeGaze 3.6.	206
Приложение №6. Результаты дисперсионного анализа влияние фактора «Ширина угла обзора» на независимые переменные в эксперименте №1.	207
Приложение №7. Результаты сравнения значений Общего балла опросника в Эксперименте №1.	209
Приложение №8. Результаты дисперсионного анализа влияния факторов «Ширина угла обзора» и «Принадлежность к группе» на зависимые переменные в эксперименте №2.	210
Приложение №9. Результаты дисперсионного анализа влияния факторов «Скорость вращения» и «Направление вращения» в Эксперименте №3.	221
Приложение №10. Сравнение средних значений КуГДС в Эксперименте №3.	227
Приложение №11. Результаты регрессионного анализа, эксперимент №3.	228

Актуальность исследования

Способность к свободному перемещению и навигации в окружающей среде является неотъемлемым и важнейшим свойством живых организмов. Высшим животным необходимо уметь различать восприятие собственного движения и восприятие движения окружающих объектов для правильной реализации поведенческих программ и, в конечном итоге, для адаптации и выживания (Gibson, 1950; Howard, 1986; Carriot et al., 2017). У человека для реализации данной цели в процессе эволюционного развития были успешно сформированы мозговые механизмы, позволяющие интегрировать и анализировать информацию, поступающую от различных органов чувств. Эффективность их действия позволяет адекватно воспринимать движение собственного тела в пространстве относительно других статичных или подвижных объектов (Strange et al., 2014; Moser et al., 2015). Однако, в некоторых ситуациях восприятие оказывалось неадекватным. Одним из примеров таких «ошибок» является иллюзия движения собственного тела, или векция – переживание человеком иллюзорного движения собственного тела в отсутствие реального физического его перемещения в пространстве (Mach, 1875; Fischer et al., 1930; Gibson 1950; Palmisano et al., 2015). В повседневной жизни данный феномен проявляется в ряде ситуаций, например, в случае наблюдения пассажиром отправления поезда с соседнего пути, когда, оставаясь физически неподвижным, человек ощущает иллюзорное движение в направлении, противоположном направлению движения соседнего поезда.

Актуальность исследований данной иллюзии очень важна с теоретической, методической, а также практической точек зрения. С теоретической точки зрения, решение вопросов о механизмах возникновения векции, последствиях её переживания для организации поведения имеет значение для понимания процессов интеграции сенсорной и перцептивной информации мозгом с целью определения положения и ориентации тела в пространстве. Несмотря на многочисленные исследования иллюзии движения собственного тела с помощью методов психофизиологии (Palmisano et al., 1998; Kleinschmidt et al., 2001; Nakagawa et al., 2002; Keshavarz et al., 2014), вопрос о мозговых механизмах

возникновения данного феномена остаётся открытым. К тому же, остаётся важной и проблема наличия/отсутствия у иллюзии движения собственного тела функционального значения – является ли возникновение иллюзии ошибкой человеческого восприятия или же векция является эволюционно выработанным способом приспособления к меняющимся условиям окружающей среды. С методической точки зрения, стоит задача разработки экспериментальных парадигм, при использовании которых появится возможность инициировать иллюзию движения собственного тела, а также варьировать субъективную выраженность иллюзии. Не теряет актуальности и проблема объективной фиксации момента возникновения иллюзии (Howard, 1988) и степени её выраженности (Kennedy et al., 1993), так как большинство исследователей для решения данной проблемы используют опросниковые методики или субъективное шкалирование (Nakamura et al., 2004; Seno et al., 2011; Slobounov et al., 2013). Актуальность практического применения результатов, полученных в экспериментах по изучению векции, диктуется запросами в области безопасности использования транспортных средств, индустрии создания виртуальных технологий, сферы спортивной деятельности. Возникающая вследствие различных причин векция у водителей, машинистов, пилотов и иных операторов, управляющих транспортными средствами, является фактором риска и требует однозначного предсказания и разработки методов редуцирования. Аналогичным образом, краткосрочная потеря ориентации в пространстве по причине возникновения иллюзии движения собственного тела в видах спорта, отличающихся выполнением сложных и быстрых двигательных элементов (художественная гимнастика, фигурное катание и т.п.), может привести к нарушению реализации двигательных программ и, в конечном итоге, получению травм и снижению результативности спортсменов.

В последние годы в связи с широким распространением в жизни человека виртуальных устройств, проекционных экранов или иных систем, использующих широкий формат предъявления 3D-изображений, всё чаще отмечается векция у посетителей кинотеатров, пользователей различных авиа- и автосимуляторов,

спортсменов и космонавтов, тренирующихся на специальных тренажёрах с большими экранами (Ковалёв и др., 2015; Seno et al., 2011; Keshavarz et al., 2014). Восприятие векции в данных ситуациях является помехой для успешного выполнения деятельности, так как приводит к неверному определению положения и ориентации тела в пространстве.

Цель исследования:

Выявление психофизиологических механизмов иллюзии движения собственного тела.

Объект исследования: иллюзия движения собственного тела человека.

Предмет исследования: психофизиологические механизмы иллюзии движения собственного тела.

Теоретическая гипотеза исследования:

Восприятие человеком своего положения в пространстве обеспечивается специальной системой определения положения и ориентации тела, работа которой обусловлена влиянием сенсорных и когнитивных факторов.

Эмпирические гипотезы исследования:

- ширина угла обзора наблюдателя как один из сенсорных факторов оказывает влияние на интенсивность переживания иллюзии движения собственного тела, что выражается в изменении глазодвигательной активности субъекта;
- интенсивность иллюзии движения собственного тела зависит от уровня устойчивости системы определения положения и ориентации тела в пространстве, которая формируется в результате приобретения профессиональных навыков в процессе реализации профессиональной деятельности;
- динамика нистагменных движений глаз является достоверным индикатором степени зрительно-вестибулярного сенсорного конфликта.

Задачи исследования:

- 1) анализ современных теоретических представлений о психологических и психофизиологических механизмах возникновения и протекания иллюзии движения собственного тела;
- 2) анализ методических приёмов, разработанных для изучения иллюзии движения собственного тела человека;
- 3) разработка авторской экспериментальной методики для инициации иллюзии движения собственного тела при использовании технологии виртуальной реальности;
- 4) разработка авторской методики для оценки выраженности иллюзии движения собственного тела на основе анализа глазодвигательной активности человека во время ее переживания;
- 5) проведение экспериментов по изучению влияния сенсорных факторов на возникновение иллюзии движения собственного тела при использовании CAVE технологии виртуальной реальности и технологии айтрекинга;
- 6) проведение экспериментов по изучению влияния когнитивного фактора на возникновение иллюзии движения собственного тела при использовании CAVE технологии виртуальной реальности и технологии айтрекинга;
- 7) установление роли глазодвигательной активности в возникновении и протекании иллюзии движения собственного тела;
- 8) разработка модели формирования иллюзии движения собственного тела.

Научная новизна исследования:

Впервые проведено подробное теоретическое и экспериментальное исследование иллюзии движения собственного тела. Разработаны уникальные виртуальные среды для инициации иллюзии векции в установке виртуальной реальности CAVE-system с возможностью контроля степени выраженности иллюзии.

Впервые разработана и успешно применена методика объективной оценки выраженности иллюзии движения собственного тела на основе анализа

глазодвигательной активности. Регистрация движений глаз позволила достоверно установить влияние таких сенсорных параметров виртуальной среды, как ширина угла обзора и скорость вращения стимуляции, на инициацию иллюзии, а также влияние когнитивного фактора в виде различного уровня устойчивости системы определения положения и ориентации тела в пространстве.

Получены новые экспериментальные данные о динамике нистагменных движений глаз и её взаимосвязи с динамикой иллюзии движения собственного тела. Показано, что увеличение длительности медленной фазы оптокинетического нистагма соответствует во времени моменту возникновения иллюзии.

Предложена модель формирования иллюзии движения собственного тела. Переживание иллюзии движения собственного тела представлено в данной модели как одно из возможных состояний системы определения положения и ориентации тела в пространстве. Иллюзия движения собственного тела впервые рассматривается как звено регуляторной системы управления положением и ориентацией тела в пространстве.

Теоретическая значимость исследования:

В результате проведённых исследований получены данные о влиянии таких факторов, как низкоуровневый фактор «ширина угла обзора испытуемого» и когнитивный фактор «уровень устойчивости системы определения положения и ориентации тела в пространстве» на выраженность и протекание иллюзии движения собственного тела. Впервые обнаружены различия в переживании иллюзии у людей с различным уровнем устойчивости системы определения положения и ориентации тела в пространстве – спортсменов различных видов спорта, что позволяет утверждать о наличии взаимосвязи между возникновением иллюзии и мозговыми процессами интеграции сенсорной информации.

Показана роль нистагменной глазодвигательной активности в формировании иллюзии движения собственного тела. Эффективное применение системы виртуальной реальности доказывает уникальность этого инструментария

для проведения психологических исследований, особенно по отношению к таким комплексным и сложным феноменам, как иллюзия движения собственного тела.

Практическая значимость исследования:

Результаты диссертационного исследования могут быть использованы при проектировании мультимодальных компьютерных сред для различных систем виртуальной реальности, в том числе тренажёров и симуляторов на основе виртуальных технологий. Разработанная методика диагностики выраженности векции может иметь практическое приложение в вопросах оценки уровня устойчивости системы определения положения и ориентации тела в пространстве у спортсменов, космонавтов, операторов транспортных средств, в задачах нейрореабилитации.

Полученные результаты имеют большое значение при планировании и проведении исследований особенностей когнитивных функций в условиях виртуальной реальности (проект «Применение технологий виртуальной реальности в разработке инновационных методов изучения когнитивных процессов человека», рук. Ю.П. Зинченко).

Теоретико-методологические основания исследования:

Проведённое исследование опирается на методологические основания постнеклассического подхода в науке (Зинченко, 2014; Стёпин, 2015). Также использованы принципы когнитивного подхода к исследованию зрительного восприятия (Найссер, 1981; Брунер, 1977). При описании психофизиологических механизмов иллюзии движения собственного тела использовано представление о вестибулярной функции как особой функциональной системе определения положения тела в пространстве (Анохин, 1975; Бернштейн, 2013). Создание условий возникновения иллюзии движения собственного тела произведено с учётом требований теории сенсорного конфликта (Reason, 1978).

Для создания методического инструментария использованы идеи экспериментальных подходов к изучению высших психических функций в

условиях виртуальной реальности (Меньшикова и др. 2015; Черноризов и др. 2015), методики отечественных учёных по изучению глазодвигательной активности человека (Романов, 1971; Гиппенрейтер 1978).

Методы исследования:

Основным методом, используемым в приведённых исследованиях, является эксперимент. Эксперименты проводились с применением технологий виртуальной реальности высокой степени иммерсивности типа CAVE-system. Также применялись полуструктурированное интервью, методика прямого шкалирования интенсивности иллюзии движения собственного тела, методика «Симуляторные расстройства» (Simulator Sickness Questionnaire – SSQ, Kennedy et al., 1993). Использовалась методика регистрации движений глаз.

Статистическая обработка данных проводилась при помощи системы IBM SPSS 21 с использованием следующих процедур: критерий Манна-Уитни, t-критерий Стьюдента для зависимых выборок, дисперсионный анализ с повторными измерениями, регрессионный анализ методом пошагового отбора.

Создание и предъявление виртуальных сцен произведено при помощи программной среды Virtools 4.0. производства 3DVIA Studio Pro. Регистрация и обработка глазодвигательной активности производились с использованием программных продуктов SMI IView ETG 3.6 и SMI BeGaze 3.6. Микроструктурный анализ пространственно-временных траекторий движений глаз осуществлён с применением программного продукта MathWorks MATLAB 2013a.

Достоверность и надёжность исследования:

Достоверность полученных результатов обеспечивается применением методов регистрации, обработки и анализа данных, адекватных предмету и задачам исследования; организацией экспериментов в соответствии со стандартами экспериментальной психологии; системностью исследовательских процедур; использованием при обработке и анализе данных, а также при создании стимульного материала современного программного обеспечения, а также согласованностью полученных результатов с данными других исследователей.

Положения, выносимые на защиту

1. Возникновение и выраженность иллюзии движения собственного тела обусловлены степенью зрительно-вестибулярного сенсорного конфликта, который формируется и протекает с активным участием движений глаз.
2. Интенсивность иллюзии движения собственного тела определяется действием сенсорных и когнитивных факторов.
3. Отдельные параметры глазодвигательной активности являются надёжными индикаторами выраженности иллюзии движения собственного тела человека.
4. Динамика нистагменных движений глаз отражает динамику возникновения и переживания иллюзии движения собственного тела человека.
5. Использование систем виртуальной реальности является наиболее адекватной современной технологией для изучения иллюзии движения собственного тела человека.

Апробация результатов исследования

Результаты работы были обсуждены на заседании лаборатории «Восприятие» факультета психологии МГУ имени М.В.Ломоносова 9 сентября 2017 г. Также результаты исследования обсуждались на российских и международных конференциях: Международном молодёжном научном форуме «Ломоносов» (2011 г, 2012 г, 2013 г., 2014 г., 2015 г., 2016 г. и 2017 г.), 37-й (г. Белград, Сербия, 2014 г.), 38-й (г. Ливерпуль, Великобритания, 2015 г.), 39-й (г. Барселона, Испания, 2016 г.) и 40-й (г. Берлин, Германия, 2017 г.) Европейской конференции по зрительному восприятию, 18-й (г. Вена, Австрия, 2015 г.) и 19-й (г. Вупперталь, Германия, 2017 г.) Европейской конференции по движениям глаз, 31-ом Международном психологическом конгрессе (г. Йокогама, Япония, 2016 г.), 18-ом Международном психофизиологическом конгрессе (г. Гавана, Куба, 2016 г.), 57-й Ежегодной встрече Общества психофизиологических исследований (г. Вена, Австрия, 2017 г.). Результаты проведённых исследований также отмечены премией Министерства образования и науки РФ по поддержке талантливой молодёжи (2012 г.). Эмпирические результаты о возникновении иллюзии

движения собственного тела в условиях виртуальной реальности используются в преподавании дисциплин «Общая психология» (раздел «Ощущение и восприятие»), «Движения глаз и когнитивные процессы», «Современные технологии в психологической реабилитации».

Структура и объём диссертации:

Работа состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Общий объём работы составляет 229 страниц. В тексте диссертации содержится 6 таблиц и 39 рисунков. Список литературы включает 307 наименований, из них 247 – на иностранном языке.

Глава 1. Проблема изучения иллюзии движения собственного тела человека в психологии и нейронауке

1. Современные представления об иллюзии движения собственного тела

1.1. Определение и виды иллюзии движения собственного тела

Процессы определения положения и ориентации тела человека в пространстве и процессы восприятия движения объектов окружающей среды являются крайне важными с точки зрения приспособления и адаптации. Все без исключения сенсорные системы человека включены в реализацию этих процессов ввиду их биологической значимости. Нарушение процесса восприятия движения окружающих объектов или нарушение процессов ориентации в пространстве могут привести к возникновению иллюзорного ощущения движения собственного тела в одном из направлений. Данный феномен нередко встречается при поражениях ЦНС, приёме психоактивных веществ или токсикологическом отравлении организма. Однако, иллюзия движения собственного тела может возникнуть и без непосредственного воздействия внешних агентов на организм человека. Причиной возникновения иллюзии в этом случае, предположительно, станет нарушение процессов интеграции сенсорной информации.

Несмотря на различные попытки дать определение иллюзии движения собственного тела, устоявшимся принято считать следующее: иллюзия движения собственного тела – это иллюзия восприятия движения своего тела человеком, находящимся в неподвижном положении при наблюдении движущейся зрительной стимуляции, занимающей значительную часть зрительного поля (Dichgans & Brandt, 1978). Несмотря на то, что иллюзорное ощущение движения собственного тела представляет собой комплексный феномен восприятия, эту иллюзию принято относить к классу иллюзий движения (Меньшикова, 2013). Ещё одной отличительной чертой иллюзии движения собственного тела являются сопутствующие дискомфортные симптомы в виде тошноты, головокружения и потери ориентации (Palmisano et al., 2004).

Наряду с термином «иллюзия движения собственного тела» используется термин «векция» - от лат. «Vectio» – перенос. Дословно это означает, что человек иллюзорно «переносится» в некотором направлении. В дальнейшем в работах немецких исследователей данный феномен получил названия «Vektionen» и «Vektion», которые в англоязычной литературе были трансформированы в термин «Vection», который используется на сегодняшний день чаще всего (Palmisano et al., 2015).

История исследований, посвящённых иллюзии движения собственного тела, насчитывает уже более ста лет. Первым учёным, обратившим внимание на данный феномен, стал австрийский физик Эрнст Мах. В экспериментах по изучению укачивания, проведённых совместно с Йозефом Брейером, Э. Мах отметил, что неподвижно расположенные испытуемые воспринимают иллюзорное движение собственного тела в процессе наблюдения движущейся стимуляции, занимающей значительную часть зрительного поля (Mach, 1875). При этом направление иллюзорного движения тела противоположно направлению движения стимула. Э. Мах дал и первое определение данной иллюзии, назвав её «железнодорожной иллюзией» (train illusion), описывая ощущения сидящего в неподвижном поезде наблюдателя, когда он видит в окне отправление соседнего состава.



Рис. 1. Схема одной из первых экспериментальных установок, которую использовали М. Фишер и А. Корнмюллер при изучении иллюзии движения собственного тела. Человек помещается внутрь полого цилиндра - оптокинетического барабана. Стрелкой показано направление вращения цилиндра вокруг испытуемого (по Schulte-Pelkum, 2013).

Впоследствии в работах М. Фишера и А. Корнмюллера иллюзия движения собственного тела получила название иллюзии векции. Эти авторы, изучая характерные движения глаз при фиксации неподвижного объекта на движущемся фоне – оптокинетический нистагм – впервые отметили взаимосвязь векции и глазодвигательной активности человека. М. Фишер и А. Корнмюллер в своей работе отметили: «Весьма привлекательно было бы определить ощущение движения как абсолютно реальное чувство движения, игнорируя тот факт, что это лишь иллюзия. Такое ощущение мы называем «Vektionen» и мы различаем «Cirkular-Vektionen» (круговая векция) и «Linear-Vektionen» (линейная векция) (Fisher & Kornmueller, 1930, с. 276).

В зависимости от направления иллюзорно воспринимаемого перемещения тела принято выделять различные типы векции. Линейная векция возникает при наблюдении стимуляции, движущейся вперёд-назад, вверх-вниз или линейно

влево-вправо в направлении осей координат x , y и z . Наиболее распространённым методом инициации линейной векции является использование двух мониторов для предъявления стимуляции, расположенные один напротив другого. Голова испытуемого при этом помещается между ними. Такое саггитальное расположение головы позволяет мониторам покрывать значительную часть периферической части зрительного поля испытуемого (Berthoz et al., 1975; Lepesq et al., 1993).

Переживание круговой векции индуцируется лево и правосторонними вращениями стимуляции вокруг вертикальной оси, а также вращением зрительной стимуляции вокруг линии горизонта и наклонных осей (Howard, 1982). Наиболее изученной является круговая векция с применением вращения вокруг вертикальной оси (Dichgans & Brandt, 1978). В этом случае тело человека ориентировано параллельно оси вращения стимуляции, что приводит к отсутствию интерференции с восприятием направления гравитации. В классических экспериментах по изучению круговой векции испытуемые помещаются внутрь цилиндра, на поверхность которого нанесены чередующиеся вертикальные черные и белые полосы (Рис.1). Такой цилиндр носит название оптокинетического барабана и чаще всего используется в неврологических исследованиях для инициации оптокинетического нистагма, используемого при оценке работы вестибулярного аппарата. После начала вращения барабана фиксируется время, по истечению которого испытуемые отмечают возникновение векции. Сначала испытуемые правильным образом воспринимают барабан как вращающийся объект, а себя самих как неподвижные объекты. Однако через несколько секунд (в среднем от 5 до 20 в зависимости от параметров вращающейся стимуляции) испытуемые отмечают начало иллюзорного вращения собственного тела (Wong & Frost, 1978). Время от начала предъявления стимуляции до момента возникновения иллюзии считается одним из основных параметров, используемых в исследованиях иллюзии движения собственного тела.

Однако восприятие не только зрительных стимулов может привести к инициации векции. Так принято выделять:

- слуховую векцию, возникающую при восприятии движущегося звукового стимула (Lackner, 1977; Sakamoto et al., 2004);
- гаптокинетиическую векцию, возникающую при стимуляции обширных областей кожи испытуемого (Nilsson et al., 2012; Murata et al., 2014);
- артрокинетиическую векцию, возникающую при пассивном вращении различных конечностей человека (Brandt et al., 1977; Howard et al., 1998);
- биомеханиическую векцию, возникающую у сидящего или стоящего человека, который последовательно выполняет шаги на беговой дорожке (Bles, 1981; Riecke et al., 2011);
- вестибулярную векцию, возникающую при гальваниической или калорической стимуляции вестибулярного аппарата (Fasold et al., 2002; Cress, 1997).

Не смотря на различные способы инициации векции и различные сенсорные системы, принимающие участие в этом процессе, общим остаётся тот факт, что данный феномен является иллюзией, возникающей у физически неподвижного человека.

1.2. Теоретические подходы к исследованию иллюзии движения собственного тела

Первая попытка экспериментального изучения векции была предпринята Дж. Гибсоном (Гибсон, 1988) в рамках экологического подхода к зрительному восприятию. Основная идея этого подхода сводится к тому, что восприятие определяется условиями обитания и особенностями жизнедеятельности организма. Тогда объектом восприятия считается не пустое абстрактное геометрическое пространство, а весь окружающий мир, или окружающая среда, состоящая из поверхностей и веществ. В такой среде свет распространяется не просто по законам физической оптики. Для описания так называемой экологической оптики Дж. Гибсон ввел понятие объемлющего оптического потока, который формируется из световых лучей, сходящихся в точку

наблюдения после отражения от окружающих поверхностей. Благодаря объемлющему наблюдателя оптическому строю воспринимаются экологические объекты, которые что-либо значат для наблюдателя – укрытия, щели, выпуклости, изогнутости и т.д. В результате окружающий мир и наблюдатель дополняют друг друга, и уже не стимул сам по себе, но содержащаяся в экологическом мире информация является источником для восприятия.

Восприятие при этом осуществляется не пассивным, а активным наблюдателем. Активность выражается в свободе выбора длительности наблюдения, в осуществлении разнообразных собственных движений – глазами, ногами, головой, в управлении движущимся средством. Если образ оказывается неясным, то с помощью приближения или изменения ракурса наблюдения его можно прояснить. При движениях наблюдателя этот оптический поток претерпевает глобальные изменения, которые выражаются в том, что проекции окружающих объектов совместно, как единое целое перемещаются по сетчатке. Именно эти специфические изменения и являются информацией о движениях самого наблюдателя. Для того чтобы продемонстрировать правильность этого утверждения, Дж. Гибсон предложил рассмотреть аттракцион «летающая комната». Участник заходит в комнату и садится на стул. Гасится свет и он видит на стенах комнаты маленькие светящиеся точки. Затем комнату начинают физически вращать вокруг неподвижного наблюдателя. Совместное движение светящихся точек инициирует такие изменения оптического потока, которые в естественном окружении происходят при вращении самого наблюдателя. Наблюдатель, который реально оставался неподвижным, отмечает наличие стойкого иллюзорного ощущения движения собственного тела.

Для объяснения причин возникновения векции с опорой на протекание физиологических процессов в организме человека часто используется теория сенсорного конфликта, которая также стала основной парадигмой для изучения иллюзия движения собственного тела (Reason, 1978). Теория сенсорного конфликта была создана в целях рассмотрения причин возникновения кинетоза (motion sickness, «морской болезни», болезни укачивания, болезни

передвижения). Согласно данной теории, кинетоз возникает в результате рассогласования между сигналами сенсорных систем различных модальностей, принимающих участие в формировании представления об ориентации и положении тела в пространстве. К ним относят в первую очередь вестибулярную, проприоцептивную и зрительную сенсорные системы. Предполагается, что каждая из систем вносит свой вклад в интегральное представление об ориентации тела в пространстве, а нарушения или неадекватные сигналы одного из каналов могут привести к возникновению кинетоза и иллюзии движения собственного тела (рис. 2). Сенсорная информация передаётся в ствол мозга, чтобы затем быть сопоставленной с сигналами от мозжечка и коры головного мозга. При этом мозжечок обеспечивает информацию о выработанных в процессе жизнедеятельности человека паттернах двигательной активности, а кора отвечает за когнитивную составляющую (текущую деятельность, знание человека о его местоположении и т.п.). После интеграции всей информации подаются команды к мышцам с целью компенсации обнаруженных отклонений тела от заданной позы. В частности, моторный сигнал отправляется к мышцам глаз для реализации вестибуло-окулярного рефлекса, позволяющего удерживать взгляд на точке фиксации при физическом перемещении тела человека.

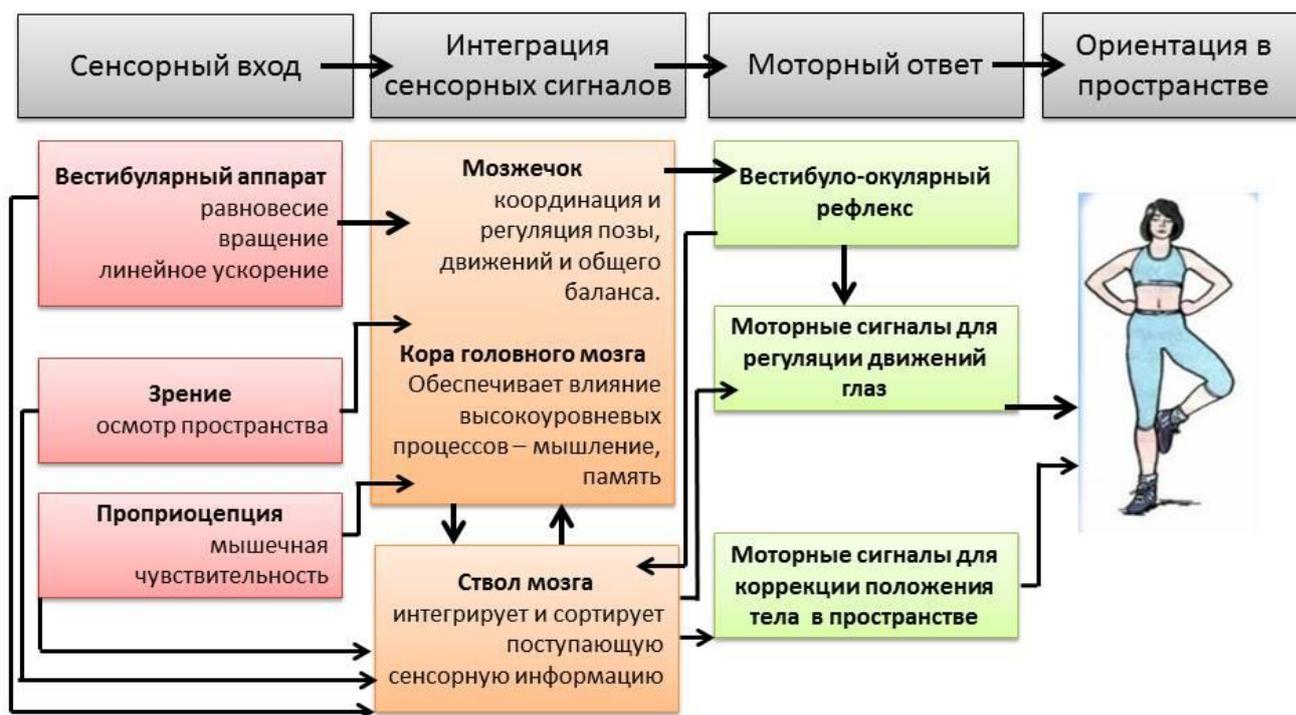


Рис. 2. Общая схема устройства системы определения положения и ориентации тела человека в пространстве (по Hanes et al., 2006).

Впервые теория сенсорного конфликта была сформулирована ещё в конце 19 века Дж. Ирвином (Irwin, 1881). Было высказано предположение, что потеря ориентации в пространстве, тошнота и головокружение возникают как результат несоответствия между непосредственными зрительными впечатлениями при перемещении и «зрительной привычкой» видеть окружающий мир неподвижным. Важно отметить, что Дж. Ирвин впервые указал не только на рассогласование сенсорных сигналов, но и на рассогласование восходящих и нисходящих потоков информации, тем самым изначально заложив в теорию сенсорного конфликта необходимость учёта влияния высокоуровневых когнитивных факторов. На протяжении нескольких десятилетий до середины 20 века было принято рассматривать сенсорный конфликт как простую ситуацию обнаружения несоответствия между сенсорными сигналами одинаковой значимости. Векция при этом рассматривалась как один из симптомов кинетоза, наряду с дискомфортными явлениями в виде тошноты, головокружения, боли в животе, потери ориентации в пространстве, трудности концентрации внимания (Warwick-

Evans et al., 1998). Начиная с работ И. Ризона и И. Брандта представление о сенсорном конфликте изменилось в сторону понимания данного процесса как сенсорной переранжировки (Reason & Brandt, 1975). Такой подход позволил подойти к проблеме возникновения кинетоза и векции с точки зрения оценки веса каждого сенсорного сигнала для данной конкретной ситуации. В результате первых экспериментов с применением данной методологии был выделен сенсорный конфликт первого типа, характеризующийся несоответствием между зрительной афферентацией и гравиинерционной афферентацией. Этот тип конфликта возникает в трёх случаях – меняются оба типа сигналов (человек перемещается в пространстве, при этом на нём одет инвертоскоп), изменяется зрительный сигнал (неподвижный человек наблюдает перемещение зрительной стимуляции большого объёма), изменяется вестибулярный сигнал (человек раскачивается в кабине без окон). В каждом из приведенных случаев афферентации сравниваются по весу, в первом они равны, во втором большим весом обладает зрительный сигнал, в третьем – вестибулярный. Таким образом, иллюзия движения собственного тела была отнесена к симптомам, возникающим в ситуации доминирования зрительного сигнала над вестибулярным (Graybiel et al., 1960).

Описанная точка зрения на сенсорный конфликт позволила в дальнейшем разработать ряд моделей, предлагающих объяснение психофизиологических механизмов векции. Так А. Вертхаймом была предложена функциональная модель (Wertheim, 1994), согласно которой происходит интеграция ретинального, экстраретинального и вестибулярного сигналов. Благодаря сравнению этих сигналов выносятся решения о наблюдении движущегося объекта или собственном движении человека. Например, если человек физически перемещается в окружающей среде, то вестибулярная информация будет согласована с сигналами от первичной зрительной коры и сетчаточной информацией, благодаря чему будет принято решение о реальном движении человека. В случае векции, вызванной наблюдением за движущимся стимулом, вестибулярный сигнал будет меньше, чем сигнал от зрительной системы, так как

человек неподвижен. Поэтому вначале правильным образом будет восприниматься движение стимула. Но в отсутствии новой информации от вестибулярного аппарата, зрительный сигнал получит больший вес, так как зрительная система продолжит поставлять сведения о движении объектов. Это увеличение значимости зрительного сигнала приведёт к возникновению ошибки в установлении положения тела в пространстве и переживанию иллюзии движения собственного тела.

Усложнение разработанной А. Вертхаймом модели было предложено Дж. Каттингом (Cutting, 1986). Автор предполагает, что информация от различных модальностей может быть вначале интегрирована с разным весом (суммирована), затем отфильтрована (используется один источник и игнорируются другие) и интегрирована с применением селекции (два источника суммируются, а третий игнорируется). Проблема данной модели заключается в том, что непонятны правила применения того или иного принципа обработки информации для различных условий. Однако возможность функциональной системы определения положения и ориентации тела в пространстве – а именно такая функциональная система призвана интегрировать информацию от различных модальностей для вынесения суждения о положении и ориентации тела в пространстве – работать на основе применения различных правил, является перспективной идеей для объяснения нейрофизиологических процессов, лежащих в основе сенсорного конфликта.

На основе моделей А. Вертхайма и Дж. Каттинга был разработан целый ряд способов объяснения зрительно-вестибулярных взаимодействий. Все они одинаковы в том, что процесс интеграции сигналов от различных анализаторов представляет собой динамическую систему, в которой сенсорная информация представляет собой входной сигнал, а восприятие положения тела в пространстве, а в некоторых моделях параметры движений глаз, являются выходными данными работы системы. Эти системы способны также предсказывать величину сигнала в одной модальности по значению сигнала в другой. Например, если вестибулярный аппарат детектирует ускорение с величиной V , то зрительная

система должна содержать сигнал величиной X . Такой подход позволяет усложнить описанные выше модели добавлением в них такого компонента как память о прошлых случаях интеграции сигналов.

Так в модели Ф. Ван-дер-Штена была предложена концепция нейронных фильтров, которые перекодируют сенсорный сигнал в переменную восприятия (van der Steen, 1998). Согласно данной модели зрительная система имеет превалирующее значение над вестибулярной системой. В результате, вестибулярный сигнал высчитывается относительно зрительного сигнала. То есть существует низкоуровневый фильтр первого порядка, пропускающий информацию сначала от зрительной системы, а затем, относительно зрительного сигнала, высчитывающий величину вестибулярного сигнала. Данная модель получила подтверждение только лишь в нескольких психофизических экспериментах самого автора по изучению векции. В работах иных исследователей экспериментальная проверка данной модели не проводилась.

Тем не менее, своё развитие идеи модели Ф. Ван-дер-Штена получили в работах Т. Мергнера и Р. Тельбана (Mergner et al., 1995; Telban & Cardullo, 2001). Авторы считают, что на основе зрительной информации высчитывается величина сигнала вестибулярной системы, а затем сопоставляется с реальным значением, полученным от вестибулярного аппарата. Если детектируется разногласие между реальным и рассчитанным сигналом, то возникает сенсорный конфликт. Данная модель учитывает динамику работы вестибулярного аппарата, поэтому зрительная информация начинает доминировать не сразу, а лишь с течением времени, когда вестибулярный аппарат продолжает поставлять сигнал неизменной интенсивности. Авторы предложили отдельные модели для линейной и круговой векции, которые отличаются тем, что в случае линейной векции рассматривается информация, поступающая от отолитового органа вестибулярного аппарата, а в случае круговой векции – полукружные каналы. Важным результатом такого разделения явилось то, что две модели оказались более успешными в предсказывании результатов экспериментов по изучению различных типов иллюзии движения собственного тела.

Ещё одним примером создания модели, объясняющей возникновение сенсорного конфликта и векции с использованием определённых правил интеграции сенсорных сигналов является предложенная Л. Зупаном с коллегами модель весовых коэффициентов сенсорных сигналов (Zupan et al., 2002). Данная модель описывает процесс интеграции сенсорной информации в три стадии. Сначала сигналы от всех модальностей дополняются информацией от других сенсорных каналов, этот процесс называется частотным завершением. Например, сигнал от вестибулярного аппарата с его высоким пороговым значением будет дополнен каким-либо сигналом от модальности с меньшим порогом восприятия, например зрительной. Затем на втором этапе, значения всех сигналов стандартизируются относительно физической значимости каждого из них. На последнем этапе с применением метода максимального правдоподобия вычисляется комбинация сигналов всех сенсорных модальностей. Было показано, что ряд параметров, в том числе задержка возникновения векции, количество и частота фиксаций глаз, амплитуды саккад могут быть эффективно предсказаны при помощи данной модели.

Следующая модель предполагает, что восприятие собственного движения человека, основанное на интеграции получаемой сенсорной информации, является динамическим процессом оптимизации (Reymond et al., 2002). Согласно данной гипотезе, ряд параметров о движении в пространстве – угловое и линейное ускорение и скорость, гравитационная составляющая – постоянно оцениваются на основании получаемой сенсорной информации от органов чувств. Затем решение о наличии или отсутствии движения выносится на основе сравнения полученной информации с внутренними содержащимися в системе законами движения. Например, когда из зрительной и вестибулярной систем поступает информация о вращении, она сравнивается с выработанной ранее моделью, и, в случае соответствия, происходит так называемое ограничение согласованности сигналов – сигналы от разных систем объединяются в один на основе взвешенных средних значений, полученных системой ранее. То есть с целью экономии энергии при обработке сигналов, алгоритм оптимизируется

путём использования не первично полученной сенсорной информации, а уже имеющихся моделей сочетания сигналов. Тогда возникновение векции будет связано с тем, что в ситуации сенсорного конфликта, система оценки положения и ориентации тела не будет иметь подходящих известных сочетаний сенсорных сигналов. В результате обработке будет подвержена первичная зрительная информация о движении глобального зрительного поля, на основе которой будет принято решение о движении самого тела человека. Преимущество данной модели заключается в том, что в ней имеет место влияние памяти в виде имеющихся паттернов сочетания сенсорных сигналов.

Описанные модели были созданы в первую очередь для объяснения механизмов сенсорного конфликта. Иллюзия движения собственного тела рассматривается в них как один из симптомов данного конфликта, неизбежно возникающий при наличии рассогласования между поступающими сенсорными сигналами. В результате в данных моделях не рассматриваются причины различной выраженности иллюзии при различном содержании стимуляции, вопросы влияния индивидуальных различий испытуемых на интенсивность переживания иллюзии и скорости её возникновения. Тем самым модель сенсорного конфликта не содержит в себе исчерпывающего описания психофизиологических механизмов иллюзии движения собственного тела.

В то же время стоит отметить, что описанные модели имеют объяснительную силу в отношении полученных экспериментальных данных, однако они учитывают лишь перцептивные характеристики стимуляции, которая отличается в разных экспериментах. Однако переживание векции зависит в то же время от множества других факторов, которые достаточно трудно поддаются контролю – параметры внимания, ожиданий человека, применяемых методов, приборов и экспериментальных задач (Palmisano et al., 2000; Sasaki et al., 2012).

Основным недостатком описанных моделей является отсутствие подтверждений их работы на нейрофизиологическом уровне. В этом отношении стоит отметить большую перспективу применения к моделированию векции парадигмы «Человек-нейрон-модель», предложенной Е.Н. Соколовым и Ч.А.

Измайловым. Можно предположить наличие специальных детекторов положения тела в пространстве, получающих информацию от рецепторов различных модальностей (Соколов, 2010). Данная гипотеза требует экспериментального подтверждения с применением психофизических и психофизиологических методов, однако принципы обработки информации, заложенные в концептуальной рефлекторной дуге, схожи с предложенными выше моделями.

Другим подходом к объяснению механизмов возникновения иллюзии движения собственного тела является поиск причин дискомфортных симптомов, сопутствующих векции. Был выдвинут ряд гипотез относительно появления дискомфортной симптоматики. Первая гипотеза носит название эволюционной, или токсинной (Treisman, 1977). Согласно этой гипотезе, при попадании в организм человека какого-либо сильнодействующего токсина возникают нарушения в определении ориентации тела в пространстве, что сопровождается головокружением, иллюзорным вращением окружающего мира, а также тошнотой, поскольку в организме для выведения яда запускаются рвотные механизмы. Симптоматика отравления токсинами очень похожа на ощущение потери ориентации в пространстве во время переживания векции. Ощущение неверной ориентации в пространстве не согласуется с мнестической информацией о правильном, или допустимом положении тела в данных условиях. В результате новая ситуация оценивается как «невозможная» и требует немедленного защитного реагирования. Это позволяет предположить, что в основе появления дискомфортных симптомов в течение иллюзии движения собственного тела лежат те же древние механизмы выведения из организма токсичных веществ – экскреторно-эвакуаторная реакция, что и при настоящем отравлении. Данная теория косвенно подтверждается наблюдениями о том, что люди, испытывающие расстройства движения в различного вида симуляторах (например, авиатренажёрах), также более подвержены действию токсинов, химиотерапии и пост-операционным рвотным позывам (Golding, 2006; Money et al., 1996). Иллюзия движения собственного тела в этом случае представляет собой следствие общей потери ориентации в пространстве.

Согласно другой гипотезе причиной возникновения дискомфортных симптомов является кардио-васкулярный рефлекс, проявляющийся в изменении артериального давления в зависимости от детекции ускорения отолитами вестибулярного аппарата (Yates et al., 1998). Данный рефлекс в норме служит поддержанию гомеостаза в условиях наклона тела, однако, он может быть вызван зрительной системой, сигнализирующей об изменении положения тела, при отсутствии сигналов от вестибулярного аппарата. В результате, головокружение и остальные симптомы, в том числе возникновение иллюзии движения собственного тела, становятся следствием изменения давления в сосудах кровеносной системы.

Следующее объяснение возникновения дискомфортных симптомов во время переживания векиции связано с действием ацетилхолина (Eisenman, 2009).. При физическом перемещении тела человека в пространстве сигналы от вестибулярного аппарата копируются в мозжечок по глутаматным терминалям (Ito et al., 1982). Приход возбуждения высвобождает в мозжечке ацетилхолин, который диффундирует в 4-й желудочек головного мозга. Это приводит к запуску рвотной реакции рвотными центрами автономной нервной системы, волокна которых оканчиваются холинэргическими синапсами в задней части мозгового ствола. Второй причиной возникновения возбуждения в мозжечке в отсутствие физического перемещения являются сигналы обратной связи от движений глазных мышц, запускающих выброс ацетилхолина в отсутствие вестибулярной информации. Предполагается, что при наблюдении движущейся зрительной стимуляции большого объёма в течение продолжительного времени движения глаз приводят к каскаду описанных реакций. В доказательство ацетилхолиновой гипотезы в результате тестов были выделены два класса веществ, «антагонистов» векиции – антигистаминные и антихолинэргические препараты (Hout et al., 2009). Такие антигистамины как меклозин, циклизин и прометазин блокируют H₁-рецептор к гистамину, и даже способны изменить работу H₁-рецепторов в вестибулярных ядрах (Golging et al., 2006). Целью антихолинэргических (например, скополамин) соединений являются мускариновые рецепторы (Murray

et al., 1997). Стоит отметить, что скополамин, является медицинским препаратом, который предписывают принимать при укачиваниях, однако он же отлично действует для редуцирования эффектов векции. Другие препараты против укачиваний на векцию не влияют, например фармакологические агенты на основе триптамина, которые используются против укачиваний и мигрени (Marcus et al., 2009).

Другой подход к определению причин возникновения векции реализуется в теории постуральной нестабильности (Riccio & Stoffregen, 1991). В противовес теории сенсорного конфликта, основанной на идеях избыточности и несогласованности сенсорной информации, в теории постуральной нестабильности утверждается обратное. Авторы предполагают, что векция возникает в условиях недостаточности адекватных сенсорных сигналов, необходимых для нахождения правильного положения тела в пространстве. Предложенная теория была подтверждена в собственных исследованиях авторов, использующих реальное вращение комнаты вокруг наблюдателя, а также в экспериментах других авторов, применивших технологии виртуальной реальности для предъявления вращающейся виртуальной комнаты (Villard et al., 2008). Основным результатом проведенных экспериментов состоял в том, что нарушения в поддержании позы всегда возникают раньше, чем иллюзия движения собственного тела. Сначала человек пытается адаптироваться к вращающейся среде и найти оптимальное положение тела, а затем, потерпев в этом неудачу, испытывает негативные последствия – векцию и дискомфортные симптомы.

Существующие психофизиологические модели сенсорного конфликта постулируют, что появление иллюзии движения собственного тела обусловлено возникновением рассогласования между поступающими сенсорными сигналами (Warwick-Evans et al., 1998; Wertheim 1994; Cutting, 1996). Однако эти модели не отражают работу механизмов, лежащих в основе возникновения переживания векции и динамику данного процесса. Первая попытка создания модели, специфичной по отношению к механизмам иллюзии движения собственного тела, была предпринята Й. Шульте-Пелькумом (J. Shulte-Pelkum et al. 2007). Согласно

подходу данного автора для понимания причин возникновения иллюзии необходимо рассмотреть функционирование особой психофизиологической системы поддержания положения и ориентации тела в пространстве – вестибулярной функции. Данная система является основой для восприятия человеком положения своего тела в окружающем мире относительно других объектов, а также различных частей тела относительно друг друга (рис. 3). Восприятие положения и ориентации собственного тела формируется в результате активного и пассивного состояния субъекта (левая и правая ветви представленной схемы соответственно). Активное восприятие обусловлено осуществлением двигательных актов. В результате реализации движений основной информацией о положении тела являются копии моторных команд. По мнению автора, вес данной информации оценивается блоком интеграции как однозначно больший, чем вес сигналов от сенсорных систем, поэтому в случае активного восприятия происходит адекватное определение положения и ориентации тела в пространстве, а векция, напротив, не возникает. Правая ветвь схемы обозначает пассивное восприятие – в этом случае субъект неподвижен, и основная информация о положении тела поступает от органов чувств. При этом в зависимости от условий, вес одного из сенсорных сигналов и сила действия стимула могут оказаться такими, что в случае детектирования этим анализатором стимуляции, схожей с ситуацией движения, у человека возникнет субъективное переживание движения собственного тела. Что и происходит в ситуации векции, когда при наблюдении движущегося зрительного стимула, занимающего значительную часть зрительного поля, человек переживает собственное иллюзорное перемещение. Таким образом, согласно данной модели векция представляет собой особый случай «неправильного» восприятия положения и ориентации тела в пространстве, или «ошибку» в работе вестибулярной функции. Когнитивные влияния, по мнению автора, также оказывают влияние на работу блока интеграции, однако они не имеют значительного эффекта.

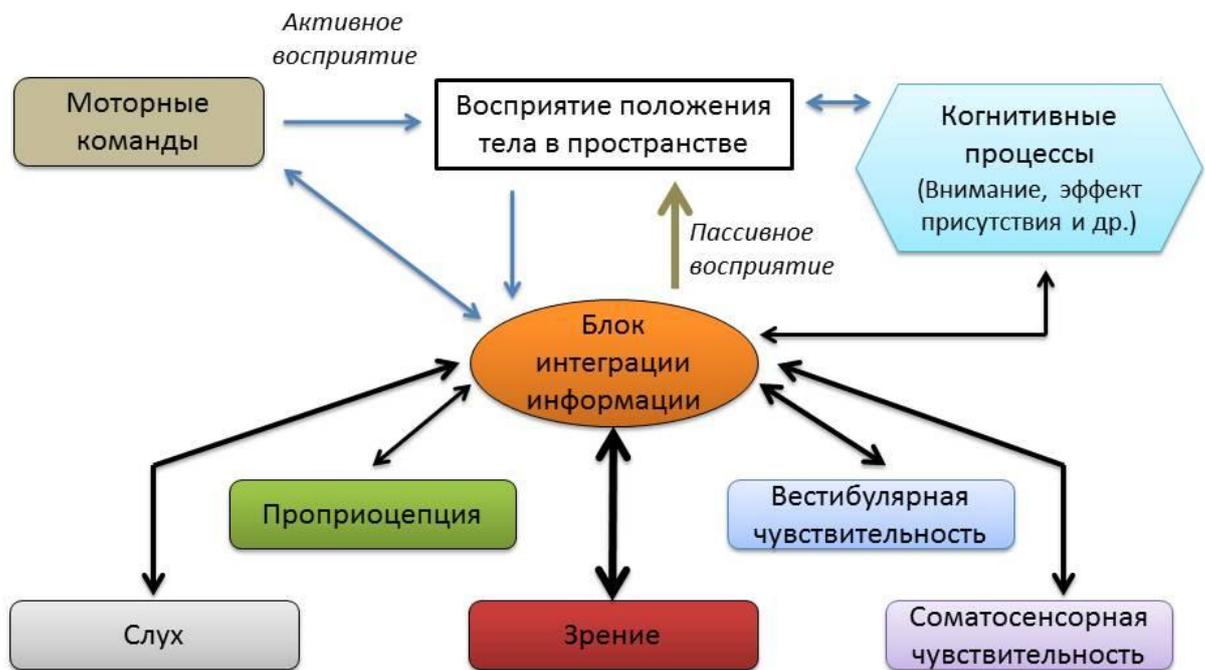


Рис. 3. Модель восприятия положения тела в пространстве (по J. Shulte-Pelkum et al., 2007). Толщина стрелок отражает относительные веса связей между компонентами модели.

Особенность данной модели заключается в том, что она была получена в результате экспериментов автора по изучению влияния различных факторов на выраженность векции – скорости вращения стимуляции, содержания стимула, наличие выраженного эффекта присутствия (Riecke et al., 2004; Riecke et al., 2006; Riecke et al., 2009). Однако в данных экспериментах автором было использовано только лишь субъективное измерение интенсивности иллюзии путём прямого шкалирования своего переживания испытуемыми. Таким образом, полученная модель не имеет психофизиологического подтверждения, так как не был использован какой-либо объективный показатель выраженности иллюзии и степени сенсорного конфликта. В результате согласно модели Й. Шульте-Пелькума причина возникновения векции является такой же, как и в ранее предложенных моделях сенсорного конфликта (Reason, 1978), в которых

постулируется, что само по себе наличие рассогласования между сигналами различных модальностей порождает «ошибку» в восприятии положения и ориентации тела в пространстве. Ещё одним недостатком данной модели следует считать отсутствия в ней модуля запуска компенсаторных реакций организма – таких как корректировка позы, вестибуло-окулярный рефлекс – которые имеют место при возникновении сенсорного конфликта и сопутствуют переживанию иллюзии.

Тем не менее, важной методологической особенностью описанной модели следует считать введение блока «Восприятие положения тела в пространстве», который игнорируется в классических моделях сенсорного конфликта. Данный элемент представляет собой структурный компонент системы поддержания и ориентации положения тела в окружающем мире – вестибулярной функции, находящийся на более высоком уровне, чем нижележащий блок интеграции сенсорной информации. Переживание векции является, предположительно, в таком случае одним из возможных состояний работы данной системы, однако механизмы её возникновения в зависимости от степени сенсорного конфликта требуют более тщательного изучения.

В результате, несмотря на разнообразие теорий, предложенных для объяснения причин возникновения иллюзии движения собственного тела, ни одна из них не предлагает исчерпывающего описания психофизиологических механизмов восприятия данной иллюзии. Большинство описанных моделей были созданы в контексте изучения кинетоза или проблем с ориентацией тела в пространстве при приёме различного типа веществ. Генеральной модели применительно к объяснению причин возникновения и протекания иллюзии векции, построенной на основе экспериментальных данных, до сих пор создано не было.

1.3. Функциональное значение иллюзии движения собственного тела для организации поведения.

Несмотря на видимую очевидность суждения о том, что иллюзия движения собственного тела является результатом неверной интерпретации перцептивной системой наличных сигналов о положении тела в пространстве, имеет место дискуссия о функциональной необходимости иллюзии движения собственного тела для адаптации организма. Согласно одной из точек зрения векция действительно представляет собой не более чем эпифеномен – ошибку в работе системы определения положения и ориентации тела в пространстве. Такой взгляд на поставленный вопрос берёт своё начало из первых работ с вращающимися комнатами А. Грейбила (Graybiel et al., 1960). По мнению А. Грейбила в результате наблюдения за движущейся стимуляцией у неподвижного наблюдателя возникает излишняя активация зрительных зон коры головного мозга – «выход нейронной активности за пределы нормы» (Грейбил А., 1975, стр. 301). В результате происходит распространение активации по нервным путям, приводящее к возникновению ряда вегетативных реакций и иллюзорных ощущений движения. В конечном итоге такая гиперактивация со стороны зрительной системы порождает сенсорный конфликт. В этом случае, векция приобретает характер абсурдного феномена, возникающего как побочный эффект от генерализации возбуждения. Подобную точку зрения разделяет ряд авторов. Так, например, В. Варрен отмечает, что для коррекции положения головы при наблюдении движущейся стимуляции достаточно 300 мс, в то время как векция возникает минимум через 2 с, следовательно, не имеет значения для дальнейшего поведения (Warren, 1995). Ещё одним подтверждением гипотезы отсутствия функционального значения векции является идея о разделении потоков обработки информации в мозге на путь «что?» (вентральный путь) и путь «где?» (дорсальный путь). Вентральный путь имеет дело с осознанными процессами восприятия объектов, а дорсальный с обработкой информации для последующей реализации действий (Goodale & Milner, 1992). В этом случае векция, как осознаваемый человеком феномен, есть лишь побочный результат копирования

информации из дорзального пути в вентральный (Norman, 2002). Однако, стоит отметить, что эта концепция до сих пор не имеет экспериментального нейрофизиологического подтверждения.

Согласно второй точке зрения иллюзия движения собственного тела имеет функциональное значение для реализации поведения в окружающей среде. В то время как некоторые исследователи отмечают большую длительность задержки появления векции при наблюдении движущегося стимула, в ряде экспериментов показано, что векция может возникать немедленно, если на испытуемого действует согласованная мультисенсорная стимуляция (Berger et al., 2010; Ash et al., 2011). Или в ситуации, когда зрительный стимул занимает абсолютно всё поле обзора, например в случае вращающейся комнаты (Allison et al., 1997). В большинстве традиционных психофизических экспериментов неподвижные испытуемые наблюдают движение стимула, который предъявляется на короткое время и движется на небольшое расстояние. По факту такая стимуляция является недостаточной для индуцирования иллюзии движения собственного тела с высокой степенью интенсивности. А потому возникают сомнения относительно того, действительно ли испытуемые переживали векцию в экспериментах, подобных эксперименту В. Варрена, в котором предъявлялось движение 5-7 светящихся точек на чёрном экране с диагональю 18 дюймов на 3 секунды. Возможно, что испытуемые переживали не саму векцию, а отвечали на вопрос о наличии ощущения воображаемого движения с целью выполнить задачу, поставленную экспериментатором. Такого рода сомнения в заключениях об отсутствии функционального значения векции для других видов восприятия побудили ряд исследователей создавать условия, которые действительно могли способствовать возникновению иллюзии движения собственного тела. Так, например, А. Григо и М. Лаппе (Grigo & Larpe, 1998) отметили, что испытуемые стали в среднем на 500 мс быстрее решать задачу по обнаружению целевого стимула в однородном поле движущихся объектов, если время действия стимуляции и площадь занимаемой им части зрительного поля увеличивается в два раза. В другом исследовании применение широкоформатного дисплея

позволило испытуемым точнее оценивать скорость своего перемещения в виртуальной среде при помощи манипуляторов (Kawashima et al., 2011). При этом было обнаружено, что в субъективных отчётах испытуемые отмечали стойкое ощущение движения собственного тела, хотя оставались неподвижными в течение всего эксперимента. Похожие результаты были получены и в другой работе с применением широкоформатного дисплея, результатом которого явилось улучшение в выполнении задания по поиску правильного пути в лабиринте у тех испытуемых, которые в самоотчётах отметили возникновение векции (Chance et al., 1998).

Для того, чтобы объяснить наличие функционального значения у векции, были предложены две концепции. Согласно первой иллюзия движения собственного тела представляет собой способ уменьшения когнитивной нагрузки, которая возникает по причине несоответствия перцептивных ожиданий человека и информации, полученной в результате сенсорного конфликта (May, 2004; Wang, 2005). То есть возникновение векции – это своеобразный «сброс» перцептивной системы обработки информации. В результате такого «сброса» полностью нарушается восприятие положения и ориентации тела в пространстве, так как перцептивные ожидания также не имеют более влияния. Данная точка зрения была подтверждена в экспериментах, в которых векция возникала у сидящих в кресле испытуемых путём совершения ими толкательных движений ногами по подвижной платформе. Движения ног имитировали толкательные двигательные акты, которые использует человек для осуществления вращения. На глаза испытуемых при этом были одеты тёмные не пропускающие свет повязки, чтобы исключить использования ими зрительного канала. Оказалось, что участники эксперимента после совершения движений ногами в тот момент, когда с них снимали повязку, были крайне удивлены тем, что их местоположение не изменилось. При этом они отмечали высокую интенсивность переживаемой иллюзии. Удивление испытуемых было проинтерпретировано авторами так, что в результате переживания иллюзии их перцептивные ожидания «обнулились» (Riecke, 2011).

Вторая концепция предполагает, что векция фасилитирует процессы восприятия положения тела в пространстве (Rieser, 1989). Идея данной концепции заключается в том, что иллюзорное восприятие движения оказывает такое же положительное воздействие на построение образов восприятия, как и реальное физическое перемещение тела в пространстве, при котором копии моторных команд и проприоцептивная информация участвуют в обеспечении процессов восприятия (Presson et al., 1994; von der Heyde, 2002).

Обе эти концепции не вскрывают психофизиологических механизмов, которые лежат за вопросом о наличии у векции функционального значения. К тому же на сегодняшний день не хватает эмпирических результатов, подтверждающих положения данных точек зрения. Тем не менее, вопрос о наличии функционального значения иллюзии движения собственного тела остаётся открытым и актуальным. Главная методологическая сложность, с которой могут столкнуться исследователи в данной области, будет заключаться в том, что если векция есть действительно не результат ошибки интеграции сенсорной информации, а специально продуцируемый мозгом феномен. Тогда теория сенсорного конфликта может оказаться несостоятельной и встанет задача поиска новых физиологических объяснений возникновения векции.

1.4. Проблема оценки выраженности иллюзии движения собственного тела

В современных исследованиях при изучении иллюзии движения собственного тела активно используются как психологические, так и психофизиологические методы тестирования. В качестве наиболее часто применяемых психологических методов можно отметить опросники для оценки выраженности векции, а также прямые и косвенные методы шкалирования, которые позволяют выявить степень дискомфорта, ощущение потери ориентации в пространстве и т.д. сразу после окончания воздействия стимуляции. Один из первых опросников был разработан в Национальном Аэрокосмическом Агенстве США (Kellog et al., 1965) - «Расстройства движения» (Pensacola motion sickness

questionnaire, или MSQ). Его создание было обусловлено необходимостью оценки состояния будущих космонавтов после тренировок, которые проводились в центрифугах и бассейнах, имитирующих состояние невесомости. Позже на основе MSQ Робертом Кеннеди с коллегами (Kennedy, et al., 1993) был разработан опросник «Симуляторные расстройства» (Simulator sickness questionnaire, или SSQ), который на сегодняшний день рассматривается, как наиболее валидный для оценки симуляторного расстройства и выраженности тошноты. Для разработки SSQ был проведен факторный анализ данных опросника MSQ на большой выборке участников (более 1000 человек), проходивших тестирование на обычных симуляторах для пилотов гражданских авиалиний. По каждому из 16 пунктов опросника участник отмечал одну из 4 степеней выраженности обозначенного ощущения – «не ощущаю» (none), «незначительно ощущаю» (slight), «умеренно ощущаю» (moderate) и «ощущаю сильно» (severe). В результате было выделено три фактора – тошнота, глазодвигательные реакции и потеря ориентации в пространстве, которые в основном и определяли выраженность симуляторного расстройства. На основе выделенных факторов была разработана процедура расчета общего балла (Total score): чем выше его значение, тем сильнее негативное воздействие симулятора и тем отчетливее ощущение иллюзии движения собственного тела. Общий балл (TS) рассчитывается по следующей формуле:

$$TS = (N \times 9,54 + O \times 7,58 + D \times 13,92) \times 3,74,$$

где N – значение фактора тошноты, O – значение глазодвигательного фактора и D – значение фактора дезориентации. Пример расчёта общего балла опросника приведён в Приложении №1.

Наряду с опросником «Симуляторные расстройства» принято использовать методы прямого шкалирования – оценку интенсивности иллюзии в баллах от 1 до 10 (Wong et al., 1981; Telford et al., 1992; Telford et al., 1993; Thurrell et al., 2002; Riecke et al., 2012; Tanahashi et al., 2012; Seno et al., 2013; Riecke et al., 2015; Riecke et al., 2015), динамическую оценку выраженности иллюзии при помощи специальных джойстиков и манипуляторов, двигая которые в течение

эксперимента, испытуемый отмечает степень выраженности иллюзии (Palmisano et al., 2007; Naibach et al., 2009; Yamada et al., 2012; Lubeck et al., 2015). Основной же количественной характеристикой, которую используют в исследованиях, посвящённых иллюзии движения собственного тела, является временная задержка возникновения иллюзии от начала предъявления стимуляции (Held et al., 1975; Ji et al., 2009; Bubka et al., 2010; Seno et al., 2013; Apthorp et al., 2014; Shirai et al., 2014; Palmisano et al., 2016).

Кроме субъективных методов при изучении векции используются также и методы объективной регистрации различных психофизиологических показателей. Тем не менее, стоит отметить, что на данный момент было проведено лишь небольшое количество экспериментов, в течение которых производилась регистрация показателей вегетативной нервной системы. Наиболее часто для оценки векции используются такие показатели как электромиограмма с целью фиксации проблем двигательной сферы, частота пульса и дыхания, кожно-гальваническая реакция (КГР), а также глазодвигательные характеристики (Tarita-Nistor et al., 2006; Seno et al., 2013, Palmisano et al., 2015). Ниже приведены примеры исследований, в которых удалось получить значимые результаты при использовании методов регистрации психофизиологических показателей. Так, Л. Варвик-Эванс с коллегами (Warwick-Evans et al. 1987) продемонстрировали устойчивую связь между снижением кожного сопротивления и увеличением субъективного ощущения перемещения в пространстве во время наблюдения за движущимся стимулом. Однако, авторы данного исследования отмечают, что показатели КГР могут отражать не столько выраженность иллюзии, сколько общий уровень психоэмоционального возбуждения (страх, повышение температуры, произвольные движения тела).

В работе Д. Харм и Т. Шлегель (Harm & Schlegel, 2002) были выявлены побочные факторы, влияющие на показатели сердечно-сосудистой системы при оценке выраженности векции. Было показано, что частота сердечных сокращений (ЧСС), артериальное давление (АД) и вариабельность сердечного ритма различаются в зависимости от индивидуальных особенностей участников

эксперимента, а также параметров стимулов (их длительности, интенсивности, модальности). Таким образом, результаты данных экспериментов демонстрируют наличие методологических проблем в использовании психофизиологических показателей по отношению к оценке выраженности иллюзии движения собственного тела. Изменение динамики вегетативных показателей, связанное с изменением функционального состояния организма по причине возникновения дискомфортных ощущений, не позволяет дифференцировать качественные переходы в выраженности иллюзии. Поэтому следует признать, что на сегодняшний день, не разработано эффективной методологии использования регистрации психофизиологических показателей для оценки интенсивности векции.

2. Экспериментальное изучение иллюзии движения собственного тела в психофизиологии и когнитивной психологии

2.1. Сенсорные и когнитивные факторы, влияющие на возникновение иллюзии движения собственного тела.

2.1.1. Влияние сенсорных факторов на возникновение иллюзии движения собственного тела

Одной из зрительных сенсорных характеристик, влияющих на выраженность иллюзии движения собственного тела, является ширина угла обзора испытуемого. Действие данного фактора во многом связано с анатомо-физиологическими свойствами зрительной системы. Ганглиозные клетки на периферии сетчатки получают сигнал от большого числа палочек, которые в свою очередь составляют наибольшую часть клеток фоторецепторного типа в периферической части сетчатки. Такие крупные ганглиозные клетки составляют начало магноцеллюлярного пути передачи информации, который оканчивается в слое 4Ca зоны V_1 зрительной коры (Watson et al., 1982). Нейроны данного пути в первую очередь чувствительны к движущимся стимулам, причём это свойство они сохраняют и в зоне V_2 , через которую проходит данный путь, направляясь в средневисочную ассоциативную кору – зону МТ (Рис. 4). Почти все нейроны этой

зоны селективны к направлению движения: они выборочно отвечают на определённый ряд направлений движений и не отвечают на направления за пределами этого ряда (Zeki, 1974). Показано, что зона МТ играет важную роль в процессе зрительного слежения. Так в экспериментах с обезьянами было установлено, что при введении иботеновой кислоты в данную зону, способность обезьян следить за объектом значительно ухудшалась – скорость слежения была сильно ниже, чем скорость движения объекта (Dursteler et al., 1987).

Отростки нейронов зоны МТ в области теменной коры формируют так называемый дорсальный путь обработки информации, необходимый для формирования представлений о месторасположении объектов таким образом, чтобы зрительная система могла управлять дальнейшими действиями по отношению к этим объектам. (Goodale et al., 1998). В теменной коре дорсальный путь оканчивается в области вентральной интрапариетальной коры и задней теменной коры – областей, активация которых чаще всего наблюдается при переживании векции (Kleinschmidt et al., 2002).

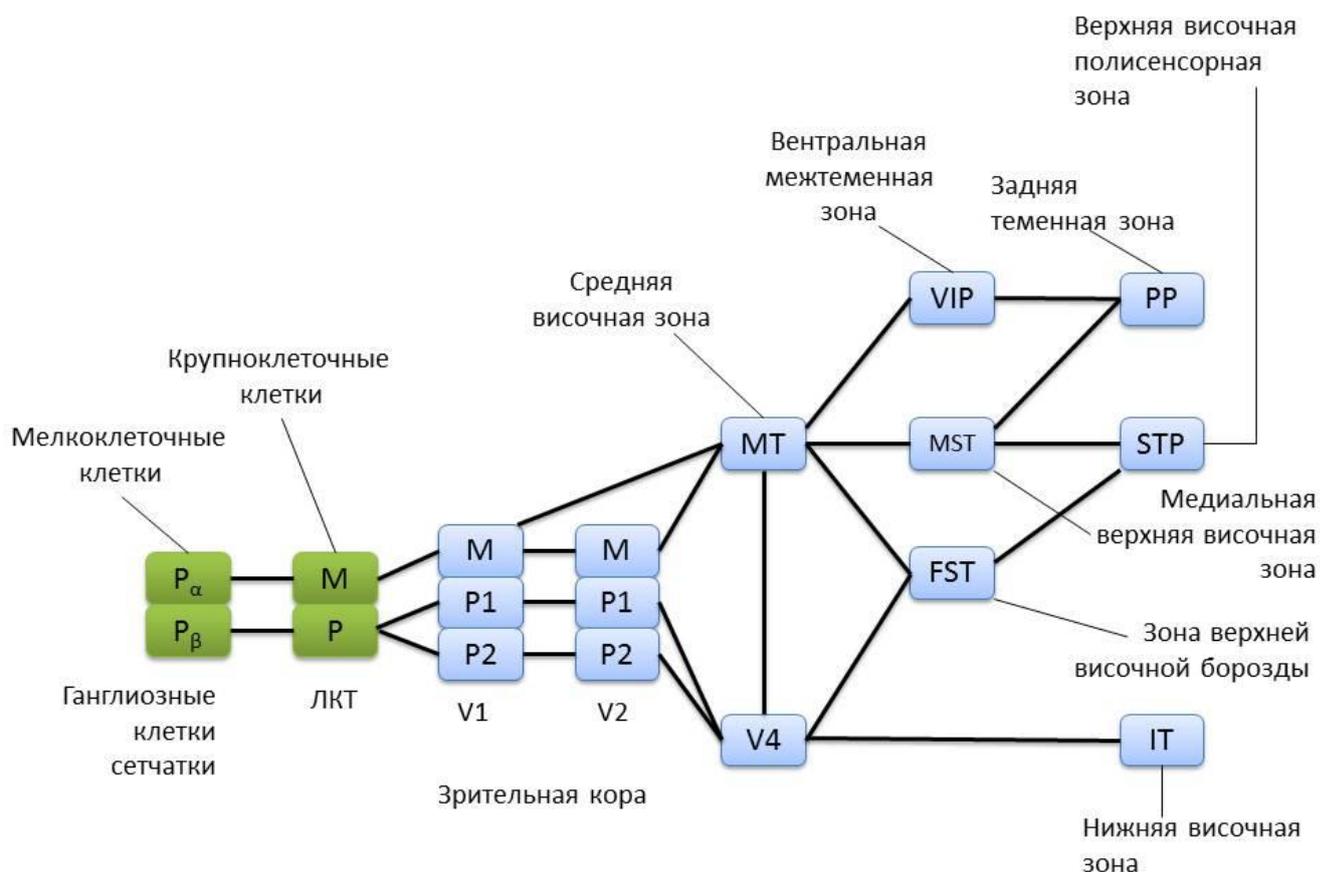


Рис. 4. Зоны центральной нервной системы, вовлечённые в дорсальный и вентральный пути обработки зрительной информации (по Undergleider, Mishkin, 1982)

С учётом особенностей строения той части зрительной системы, которая отвечает за обработку информации о движении и взаимном расположении по отношению к другим объектов окружающей среды, признание сенсорного фактора ширины угла обзора, или доли периферической части поля зрения, как одного из самых важных, было подкреплено рядом исследований. В экспериментах Т. Брандта с коллегами (Brandt et al., 1973) с применением оптокинетического барабана было показано, что зрительная стимуляция, занимающая значительную часть зрительного поля, инициирует возникновение иллюзии быстрее, чем стимулы меньшего размера. Сокращение величины ширины поля зрения приводит к увеличению времени задержки возникновения векции и уменьшает интенсивность переживания иллюзии. Авторы отмечают, что

стимулы с угловым размером в 30 угловых градусов на периферии зрительного поля способны инициировать переживание векции с той же силой, что и стимуляция, занимающая всю область зрительного поля. В то время как стимулы такого же размера в центре зрительного поля испытуемого не приводят к возникновению иллюзии. На основании полученных результатов было высказано предположение о том, что информация с периферии зрительного поля имеет более важное значение для инициации иллюзии. В свою очередь информация из центральной части зрительного поля больше связана с восприятием движения самого объекта наблюдения. Позднее было показано, что удалённый в глубину стимул индуцирует большую выраженность иллюзии (Delmore & Martin, 1986; Ohmi & Howard, 1988). Идея о большей индуцирующей силе периферической стимуляции отмечалась и в сравнительном обзоре А. МакКоли и А. Шарки (McCauley & Sharkey, 1992), отметивших эти эффекты на примере использования медицинских тренажёров. В них объекты манипуляций были расположены близко друг к другу в центральной части зрительного поля, что приводило к небольшим перемещениям и вращениям головы пользователя. При этих условиях наблюдалось нивелирование переживания иллюзии векции. Напротив, в авиатренажёрах виртуальная среда более насыщена, разные объекты располагались далеко друг от друга, что усиливало амплитуду вращения головы пользователя, и, в свою очередь, приводило к усилению векции.

В различного рода системах визуализации ширина угла обзора определяется размерами используемых дисплеев или их количеством и взаимным месторасположением. Поэтому в исследовании Л. Трутой (Trutoiu et al., 2009) стояла цель выяснить, как сильно влияет проекция изображения на пол и какой именно вид её движения окажет наибольшее влияние на возникновение векции. В распоряжении исследователей была 3D-установка виртуальной реальности – экран-полусфера с возможностью использования зрительной и звуковой стимуляции. Испытуемые помещались в виртуальную среду города Тюбингена. В первой части эксперимента, оценивая важность влияний проекции на пол, были использованы 2 вида стимуляции. В первой серии, испытуемого виртуально

«перемещали» вперёд-назад по улице города. Во второй серии эксперимента испытуемый находился в центре города на рыночной площади, которая вращалась вокруг него по часовой стрелке и против часовой стрелки. Участники эксперимента оценивали выраженность иллюзии по шкале от 0 до 100, отмечая начало и конец возникновения векции. Оказалось, что проекция изображения на пол имеет значение только для линейного перемещения и не играет значимой роли в случае кругового движения.

Вторая часть эксперимента была предпринята с целью выяснения влияния на возникновение иллюзии траектории движения оптического потока. В качестве стимуляции использовали 300 белых точек на чёрном фоне, имитирующих звёзды. Стимуляция совершала перемещение по 12 траекториям – вверх, вниз, справа налево, слева направо, вперёд, назад, по кругу против часовой стрелки, по кругу по часовой стрелки, по длинной дуге вправо и влево, по короткой дуге вправо и влево. Было установлено, что наибольшее влияние на испытуемых оказали криволинейные и круговые траектории движения стимуляции. При этом среди линейных наибольшее влияние оказало движение вниз, а круговые траектории стали более эффективными в ощущении иллюзии, чем криволинейные.

В исследовании Б. Кешаварца и его коллег также изучались вопросы наличия/отсутствия периферического поля зрения для формирования иллюзии (Keschavarz et al., 2011). Для предъявления стимуляции авторы применяли НМД (Head mounted display) шлем виртуальной реальности для одной группы испытуемых и широкоформатный дисплей с большой диагональю – для другой. Предполагалось, что отсутствие окружения в периферической части поля зрения (что имеет место при использовании шлема виртуальной реальности) приведет к усилению выраженности эффекта векции. Было установлено, что в случае наблюдения стимуляции в НМД-шлеме двигательная дезориентация, как поведенческое проявление иллюзии, выражена значительно меньше. Для объяснения данного факта были проведены дополнительные эксперименты, в одном из которых стимуляция предъявлялась на большом экране через

специальное устройство, ограничивающее угловые размеры зрительного поля, а в другом – без ограничения угла обзора с использованием меньших по сравнению с размерами дисплея размеров стимуляции. В этом случае, выраженность иллюзии была более низкой для случая ограничения поля зрения. Авторы полагают, что для формирования иллюзии крайне важно наличие периферического поля зрения. В обыденной жизни зрительное поле не ограничено никакими рамками. Введение этих рамок в экспериментальную ситуацию приводит к использованию когнитивных механизмов поддержания ориентации в пространстве, благодаря которым влияние зрительной информации, свидетельствующей о движении окружающей среды, уменьшается. С другой стороны, в зрительной системе так же возникает конфликт – достаточно большая часть зрительного поля движется. Из-за этого сенсорный конфликт усиливается, что приводит к большей степени выраженности векции у наблюдателей.

В связи с такими выводами Б. Кешаварца обращает на себя внимание одно более раннее исследование. Так Дж. Андерсен и М. Браунштайн (Andersen & Braunstein, 1985) в своих экспериментах продемонстрировали, что зрительная стимуляция размером 7,5 угловых градусов, представляющая собой движущийся линейно на испытуемого тоннель, наблюдаемый через апертурное отверстие, приводит к интенсивному переживанию линейной векции. Однако данное исследование – единственный пример ситуации, в которой интенсивность иллюзии оказалась высокой, несмотря на небольшое значение ширины угла обзора. Стоит отметить, что авторы не проводили сравнения значений выраженности иллюзии с условиями наблюдения стимуляции, занимающей также значительную часть периферии зрительного поля.

Позднее было показано, что сенсорный фактор ширины угла обзора действует на выраженность иллюзии неизолированно. Т. Хекманн и И. Говард (Howard & Neckmann, 1989) обнаружили, что влияние на возникновение векции оказывает так же расположение стимуляции на переднем или заднем плане относительно статичного стимула. Авторы выяснили, что если движущаяся стимуляция небольшого размера расположена в центре зрительного поля, но на

заднем плане по отношению к статичному стимулу на переднем плане, то векция возникает. По их мнению, отсутствие возникновения векции у испытуемых Т. Брандта с коллегами связано лишь с местом расположения движущегося стимула по отношению к статичному стимулу. Главный результат этих экспериментов заключается в том, что была показана зависимость между размером движущейся стимуляции и интенсивностью переживания векции.

Ещё одним сенсорным фактором, влияющим на возникновения иллюзии движения собственного тела и её интенсивность, является пространственная частота стимула. Известно, что скорость движения зрительного паттерна с высокой пространственной частотой воспринимается более быстрой, по сравнению со скоростью паттерна, обладающего меньшей пространственной частотой (Diener et al., 1976). При изучении векции было обнаружено, что в то время как стимулы с высокой пространственной частотой в центральной части зрительного поля вызывают наиболее интенсивное переживание иллюзии, на периферии зрительного поля наибольшее влияние оказывает стимуляция с низкой пространственной частотой (Palmisano & Gillam, 1998). Данный результат противоречит описанным выше данным о периферической доминантности в зрительном поле по отношению к инициации иллюзии и свидетельствуют в пользу того, что при возникновении векции важно взаимодействие расположения стимуляции и показателей её пространственной частоты. Однако, результаты этих исследований имеют большое значение для использования систем виртуальной реальности, так как позволяют оценить влияние применения высоко детализированных сцен в центральной части зрительного поля пользователей и сцен с меньшим разрешением на периферии.

Другим важным сенсорным фактором, влияющим на выраженность иллюзии векции, является скорость движения стимуляции. Я. Говард в своих экспериментах установил зависимость между воспринимаемой скоростью иллюзорного вращения тела при круговой векции и угловой скоростью вращения зрительного стимула (Howard, 1986a). Линейная зависимость между этими характеристиками была установлена для скоростей вращения стимула, не

превышающих 90 угловых градусов в секунду – чем выше скорость, тем интенсивнее переживание иллюзии. В то же время, другими исследователями было показано, что очень медленные вращения стимуляции (менее 30 угловых градусов в секунду) приводят к более быстрому возникновению иллюзии (Wertheim, 1994). Эти различия в результатах, возможно, связаны с различными приёмами предъявления стимуляции, которые использовали авторы. Я. Говард разгонял механический оптокинетический барабан в темноте и включал свет в тот момент, когда скорость вращения барабана становилась постоянной. При этом время возникновения векции отсчитывалось с момента включения света. В других экспериментах оптокинетический барабан оставался всегда видимым, в том числе во время начала своего вращения. То есть во втором случае испытуемые оказывались подвержены действию стимуляции более длительное время.

Важным параметром оказалась и плоскость вращения стимуляции при изучении круговой векции. Так, было показано, что вращение барабана в вертикальной плоскости вокруг неподвижного наблюдателя со скоростью 60 угл. град/с немедленно приводит к ощущению векции (Hu et al, 1997), в то время как вращение аналогичного барабана в горизонтальной плоскости со скоростями от 10 до 200 угл. град/с вызывает векцию лишь через 3-8 с.

Зависимости выраженности иллюзии от скорости движения стимуляции были также установлены в экспериментах по изучению линейной векции. В частности, А. Бертхоц обнаружил линейную зависимость между интенсивностью переживания векции и скоростью движения стимула (Berthoz et al., 1975). В этом же исследовании было показано, что время возникновения векции при движении стимула вниз и в направлении от испытуемого меньше, чем в ситуации движения стимула вверх. Аналогичный результат был получен другими исследователями при изучении линейной векции с помощью стимуляции, движущейся линейно вверх и вниз (Капо, 1991). Однако данная закономерность пропадает в том случае, если испытуемый находится в положении лёжа на спине. В этом положении векция в направлении ступней человека и в направлении спины (стимуляция движется вдоль тела от ступней к голове и от спины к животу соответственно)

наступает быстрее, чем векция в направлении к голове и животу. Данный результат представляет большой интерес, так как демонстрирует, что иллюзия движения собственного тела связана непосредственно с системой определения и ориентации тела в пространстве. При изменении положения тела возникают перемены в интенсивности и времени возникновения иллюзии.

Следующий сенсорный фактор, влияющий на выраженность векции, был рассмотрен в исследовании К. Дилза и П. Говарда (Diels & Howarth, 2011). Авторы изучали влияние мелких вибраций зрительного стимула на выраженность иллюзии. Стимуляция представляла собой 500 движущихся белых круглых точек на чёрном фоне, предъявляемых с помощью панорамного дисплея. В трёх условиях эксперимента точки предъявлялись в движении по различным направлениям – вибрирующее линейное перемещение по кругу по часовой стрелке, вибрирующее перемещение вперёд-назад с удалением и приближением от наблюдателя, спиралевидное вибрирующее перемещение. Вибрация использовалась для создания эффекта смазывания сетчаточного изображения, которое, как правило, присутствует в сетчаточном образе при наблюдении естественных сцен в движении. Выяснилось, что спиралевидное движение стимуляции не вызвало большей выраженности иллюзии по сравнению с остальными типами перемещения зрительной среды, вопреки ожиданиям авторов. Данный феномен исследователи объясняли следующим образом: спиралевидное движение зрительного окружения редко встречается в обычной жизни, поэтому при анализе такой стимуляции включаются когнитивные механизмы, интерпретирующие ее как «ошибочную». Влияние этих механизмов и приводит к нивелированию степени сенсорного конфликта.

Как показали эксперименты Т. Сено, на выраженность иллюзии движения собственного тела могут оказывать влияние и параметры взаимного расположения объектов, составляющих стимуляцию (Seno et al., 2011). В работе Т. Сено исследовалось влияние введённых в динамическую оптическую объёмную стимуляцию статичных ортогональных и параллельных движению среды компонентов. Стимуляция представляла собой выполненные в

ахроматическом цветовом диапазоне полосатые и клетчатые сцены, с наибольшей выраженностью либо ортогональных, либо параллельных полос. Все сцены были подвержены небольшой – около 20% - степени размытия и предъявлялись при помощи шлема виртуальной реальности. Было установлено, что ортогональные компоненты оказывают усиливающее действие на проявление иллюзии собственного движения тела наблюдателя, тогда как параллельные напротив – ослабляющее.

В подавляющей части исследований, посвящённых изучению векции, была использована зрительная стимуляция. Вопросу о том, может ли быть индуцировано возникновение иллюзии в результате воздействия стимуляции других модальностей, было уделено недостаточное количество внимания. Тем не менее, существуют примеры исследований, в которых иллюзия возникала при использовании звуковых стимулов. Например, Дж. Лэкнер в своём эксперименте показал, что круговая векция может возникать у испытуемого при воздействии звуков, создающих ощущение собственного вращения человека (Lackner, 1977). Испытуемый при этом был расположен неподвижно, сидя на стуле, а на его глаза была одета не пропускающая свет тёмная повязка. Генерация звуковой стимуляции производилась посредством динамиков, расположенных вокруг участника эксперимента.

Результаты описанных исследований позволяют сделать вывод о том, что существует целый ряд различных характеристик предъявляемой стимуляции, которые влияют на выраженность иллюзии движения собственного тела. Этот факт говорит о том, что иллюзия движения собственного тела представляет собой хоть и субъективный феномен восприятия, но сложный по своему генезу, поскольку его выраженность оказывается в тесной зависимости от действия различных сенсорных факторов. Тем не менее, стоит отметить недостатки данных экспериментов – в них использовались лишь методы субъективной оценки выраженности иллюзии путём прямого шкалирования. Кроме того, данные исследования носят описательный характер по отношению к проблеме определения механизмов векции, так как в них не было получено новых

результатов относительно причин возникновения иллюзии и динамики её протекания. Тем не менее, полученная информация о действии сенсорных факторов на выраженность векции является важной для сферы создания систем визуализации и технологий виртуальной реальности.

2.1.2. Влияние когнитивных факторов на возникновение иллюзии движения собственного тела

Кроме сенсорных факторов на возникновение иллюзии движения собственного тела оказывают влияние и факторы высшего порядка. Принято считать, что главной причиной возникновения векции вообще является убеждённость человека в том, что окружающее нас пространство в глобальном смысле неподвижно (Dichgans & Brandt, 1978). Возможно именно по этой причине в ряде экспериментов стимуляция, расположенная на заднем плане, оказывала большее влияние на возникновение векции и инициировала переживание иллюзии наибольшей интенсивности. В повседневной жизни те элементы, которые составляют задний план в экспериментах по изучению векции, чаще всего находятся в неподвижном положении. Поэтому человеку оказывается проще проинтерпретировать их как неподвижные и начать переживать иллюзию движения собственного тела (Nakamura & Shimojo, 1999). В одном из экспериментов с использованием авиационного симулятора было обнаружено, что пилоты, ощутившие в процессе эксперимента линейную векцию, в самоотчётах указали на то, что стимуляция действительно убеждала их в то, что они могут физически перемещаться в направлении векции (Andersen & Braunstein, 1985). В знаковом исследовании Дж. Лэкнера (Lackner, 1977) векция была инициирована путём вращения звукового стимула вокруг сидящего на стуле испытуемого. Был использован специальный вращающийся стул и у испытуемых формировалось чёткое убеждение, что они действительно могли вращаться физически. Важно отметить, что убеждённость испытуемого в возможности физического перемещения позволила Дж. Андерсену с коллегами вызвать векцию даже с использованием ограниченного до 7,5 угловых градусов зрительного поля,

а Дж Лэкнеру лишь с применением звуковой стимуляции. В таких условиях бедной сенсорной стимуляции на факт возникновения векции по-видимому оказывают влияние факторы высшего порядка. Эта идея согласуется с применяемым Байесовским подходом к восприятию, который постулирует, что информация от сенсорных систем комбинируется с когнитивными влияниями, причём, именно последние имеют больший вес (Knill & Richards, 1996).

Гипотеза о воздействии когнитивных факторов была проверена в ряде экспериментов с участием детей. Семилетние дети переживают иллюзию движения собственного тела быстрее в том случае, если им предварительно демонстрируют возможность вращения стула, на котором им предстоит сидеть в течение эксперимента (Lereseq et al., 1995). Однако на выборке 11-летних детей данный результат подтверждён не был.

В другом исследовании изучалась связь векции с показателями внимания испытуемых. Когда испытуемых просили специально обратить внимание на один из двух одновременно предъявляемых движущихся сверху вниз и снизу вверх стимулов различных цветов, векция возникала в направлении, противоположном движению стимула, на который внимание не было обращено (Kitazaki & Sato, 2003). Важно отметить, что данный результат невозможно объяснить исходя лишь из описания различных траекторий движений глаз, так как испытуемые фиксировали взгляд на фиксационной точке. Поэтому для объяснения результатов необходимо использовать именно рассмотрение распределения внимания испытуемых.

В другом исследовании испытуемые с завязанными глазами должны были определить, какой тип перемещения они восприняли, после того как их физически перемещали вперёд-назад с различной амплитудой и частотой на кресле, закреплённом на продольных салазках. Первая группа испытуемых не была осведомлена, на чём именно они перемещаются. В отчётах первой группы помимо ощущения движения вперёд и назад фигурируют также иллюзорные ощущения наклона. Во второй группе испытуемые перед началом эксперимента могли ознакомиться с экспериментальной установкой. В результате все

испытуемые второй группы восприняли лишь линейные перемещения вперед и назад (Wertheim et al., 2001). Данные эксперимента свидетельствуют о том, что первоначальное знание испытуемых о возможных типах движения может оказать помощь вестибулярному аппарату в детектировании направления перемещения. Отолитовый орган вестибулярного аппарата не способен различить, произошло ли изменение гравитационно-инерциальной силы под воздействием линейного перемещения или наклона тела. Этот феномен известен как наклонно-трансляционная неопределённость (Merfeld & Zupan, 2002). В этой ситуации не только сенсорные, но и когнитивные влияния способствуют правильному определению направления перемещения тела в пространстве.

Исследование влияния когнитивных факторов на процессы возникновения векции проводилось с применением таких визуальных и слуховых стимулов, которые были по своим параметрам максимально приближены к характеристикам объектов реального окружения (Riecke, 2006). Было подготовлено 2 типа изображений – реальный пейзаж и то же самое изображение, но разрезанное по принципу мозаики и перемешанное. Эти изображения проецировались на дугообразный экран и вращались, инициируя иллюзию. Было показано, что вращение изображения, отображающего реальный пейзаж, оказывает больший эффект на испытуемого, чем то изображение, которое не отражало смысла воспринимаемой сцены. Авторы предположили, что природная сцена представляется человеку как неподвижная, поэтому испытуемый склонен был представлять движущимся именно себя. Результаты описанного выше эксперимента Дж. Лэкнера по изучению слуховой векции были воспроизведены в серии экспериментов, целью которых было установление факторов, влияющих на выраженность звуковой векции (Larsson et al., 2004; Valjamae et al., 2005). К обнаруженным высокоуровневым факторам в результате авторы отнесли – степень реалистичности звуковой стимуляции и содержание стимуляции. Так при использовании звуков различных тонов степень выраженности иллюзии была низкой. А при предъявлении стимула в виде звуков колокола, напротив, интенсивность иллюзии возрастала. Фактор содержания стимуляции определялся

как характеристика потенциальной возможности движения звукового объекта. Например, звуки статичных стимулов (пение птиц, звук светофора) оказывали меньшее влияние на выраженность иллюзии чем звуки стимулов окружающего мира, обладающих большей подвижностью (звуки шагов, проезжающих автомобилей).

В исследовании П. Феенстра с коллегами (Feenstra et al., 2010) было показано влияние предвосхищения на выраженность иллюзии векции. В экспериментах с авиасимулятором «Дездемона» (Рис.5.) испытуемому на приборной доске подавалась информация о грядущих изменениях полёта – о попадании лайнера в зону турбулентности, туманности и т.п. Предвосхищение будущих событий приводило к практически полному снижению выраженности симуляторного расстройств и векции. Авторы объясняют данный результат характером перераспределения ресурсов внимания наблюдателя.

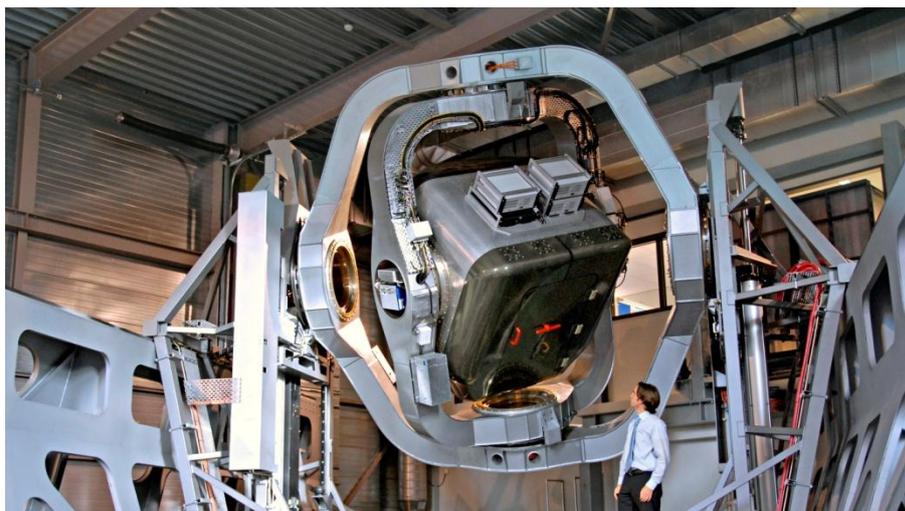


Рис. 5. Авиасимулятор «Дездемона»

В другом эксперименте было продемонстрировано обратное влияние векции на протекание когнитивных процессов. В одном из исследований по этой тематике авторы задались вопросом – как повлияет рассогласование между зрительной и незрительной информацией на решение когнитивных задач, в частности на процессы запоминания (Lambreya et al., 2002). С помощью шлема виртуальной реальности, испытуемым, находящимся в стоячем вертикальном положении, предъявлялся виртуальный коридор. Коридор смещался линейно в различных направлениях с постоянной скоростью, а так же поворачивался в

горизонтальной плоскости. Задача испытуемых заключалась в запоминании и последующем воспроизведении траектории движения. В отличие от контрольных условий, в которых испытуемые сами контролировали своё перемещение по виртуальному коридору, в экспериментальной ситуации испытуемые испытывали трудности воспроизведения траектории, добавляя элементы поворотов и смещений всего оптического потока вместо собственного виртуального движения. Авторы предположили, что зрительная система использует две стратегии запоминания, одна из которых опирается только на сетчаточную информацию, а другая учитывает в большей степени сигналы других модальностей – проприоцептивной и вестибулярной систем. Поэтому в контрольных условиях, испытуемые имели возможность более подробного осматривания коридора путём совершения поворотов головы, что уменьшало выраженность иллюзии.

Продолжением экспериментов по изучению взаимосвязи векции с процессами памяти является работа японского исследователя Т. Сено (Seno et al., 2012). Он изучал влияние векции на эмоциональную валентность образов автобиографической эпизодической памяти. Было обнаружено, что под действием векции, вызванной движущейся вниз стимуляцией (то есть векция переживалась направленной вверх), испытуемые чаще вспоминают позитивные эпизоды из жизни. Была выдвинута гипотеза, что эмоциональное окрашивание связано с настроением испытуемого, которое в свою очередь модулируется направлением векции. В дополнительной серии экспериментов автор показал, что направленная вверх векция оказывает стойкий положительный эффект на настроение человека.

Проведённые исследования демонстрируют существование взаимовлияний между когнитивными факторами и возникновением иллюзии движения собственного тела. Различные когнитивные факторы обуславливают интенсивность иллюзии, что доказывает представление о данном феномене как о комплексном иллюзорном переживании перемещения своего тела в пространстве. В то же время влияние когнитивных факторов накладывает дополнительные ограничения на методологию проведения исследований по изучению векции и

затрудняет сравнение результатов, полученных в разных экспериментах с применением различного типа стимуляции и используемых экспериментальных процедур.

2.1.3. Влияние индивидуальных различий испытуемых на возникновение иллюзии движения собственного тела

К фактору «индивидуальные различия» традиционно относят влияние возраста, личного опыта и пола наблюдателей. В одном из исследований, направленных на изучение влияния данного фактора на выраженность вежции, А. Брукс с коллегами (Brooks et al., 2010), используя статичный симулятор вождения автомобиля, показал, что участники пожилого возраста более подвержены появлению дискомфортных симптомов и вежции, чем испытуемые в возрасте от 20 до 30 лет. Одним из объяснений полученного факта можно считать наличие у пожилых испытуемых нарушений в работе блока интеграции сенсорной информации.

В другой серии работ изучалась роль личного опыта взаимодействия наблюдателя с виртуальными средами на выраженность переживания вежции. В эксперименте (Stanney et al., 2003) было показано, что опыт использования симуляторов (игровые автоматы, компьютерные игры на проекционных дисплеях) уменьшает вероятность возникновения вежции на 40%. Влияние опыта было продемонстрировано также в работах П. Говарда и С. Ходдера (Howarth & Hodder, 2008). Было показано, что опыт взаимодействия с виртуальными средами является немаловажным фактором, влияющим на выраженность вежции и общий уровень дискомфорта. В эксперименте 10 участников в течение 7 недель играли в компьютерный симулятор автомобильных гонок, по 20 мин в день. Виртуальная сцена предъявлялась с помощью шлема виртуальной реальности. В результате к концу 3 недели симптомы дискомфорта у всех испытуемых исчезли. Полученные данные позволили сделать вывод о том, что число проб является более важным фактором для успешного привыкания к виртуальным средам, в отличие от фактора времени взаимодействия.

В работе (Mullen et al., 2010) была обнаружена связь между навыком вождения автомобиля и возникновением иллюзии. Сравнивались 2 группы участников: умеющие водить автомобиль и те, кто никогда не сидел за рулём автомобиля. Результаты показали, что последние раньше начинали ощущать дискомфорт, чем опытные водители. Авторы объясняли это тем, что в установке виртуальной реальности водители ожидали испытать такие же переживания, как и за рулём реального автомобиля. Эти ожидания и вносят свой вклад в сенсорный конфликт, ослабляя его.

Новым направлением исследований является изучение гендерных и расовых особенностей формирования иллюзии векции (Klosterhalfen et al., 2006). В эксперименте с участием 24 представителей КНР и 24 американцев европеоидной расы наблюдатели были окружены круглым экраном, на который проецировалась вращающаяся зрительная стимуляция, вызывающая иллюзию векции. Было показано, что появление и выраженность чувства дискомфорта при возникновении иллюзии у представителей КНР значительно ниже, чем у американцев. Что касается половых различий, то они обнаружены не были. Однако более ранние работы по изучению гендерных особенностей формирования иллюзии показали, что женщины более восприимчивы к векции, чем мужчины (Dobie et al., 2001). Данные исследования являются единичными примерами изучения расовых и гендерных особенностей переживания иллюзии движения собственного. Причиной этому служит тот факт, что основным объяснительным механизмом возникновения иллюзии принято считать сенсорный конфликт, особенности которого как общего физиологического явления считаются интернациональными.

Одним из актуальных вопросов изучения векции является проблема взаимовлияний на возникновение иллюзии личностных характеристик наблюдателя. Например, в исследовании С. Бухарда и коллег (Bouchard et al., 2011) была обнаружена устойчивая корреляция между выраженностью иллюзии, исходя из высоких баллов опросника «Симуляторные расстройства», и степенью тревожности участников. В исследовании 43 военнослужащих прошли Триерский

тест социального стресса – Trier Stress Social Test (TSST, Kirschbaum et al., 1993), решая в виртуальной среде социальную задачу, обладающую высокой стрессогенностью. Затем участники заполняли опросник и Тест ситуативной личностной тревожности (Spielberger, 1983). Только 4 симптома из опросника «Симуляторные расстройства» (тошнота, головокружение при закрытых глазах, головная боль и отрыжка) не были отмечены участниками после выполнения теста. Авторы предполагают, что оставшиеся 12 отмеченных симптомов тесно связаны со стрессовой ситуацией, а не появляются автоматически в результате погружения в виртуальную среду. Тем самым возникновение иллюзии и дискомфортных симптомов является следствием повышения психоэмоционального возбуждения человека. Подобные результаты были получены и в эксперименте А. Кешаварца и Х. Хейко (Keshavarz & Heiko, 2014). Громкое, стрессогенное, музыкальное сопровождение виртуальной велосипедной прогулки значительно увеличило выраженность иллюзии по сравнению с ситуацией приятного музыкального сопровождения.

Исследования по изучению влияния индивидуальных различий на выраженность иллюзии движения собственного тела на сегодняшний день не имеют системного характера. Авторы показывают влияние разрозненных факторов индивидуальных различий, однако общих выводов о действии классов таких параметров различий до сих пор сделано не было.

2.1.4. Методические особенности использования систем виртуальной реальности для изучения иллюзии движения собственного тела.

Одним из наиболее эффективных инструментов, использующихся при изучении иллюзии движения собственного тела, являются системы виртуальной реальности (VR). Установки VR позволяют в условиях лаборатории моделировать сенсорный конфликт с применением стимуляции различных модальностей – зрительной, слуховой, а также вестибулярной путём использования подвижных платформ. Такими системами принято считать шлемы виртуальной реальности (Head-mounted displays), широкоформатные экраны и проекционные системы,

установки виртуальной реальности типа CAVE-system. Основной характеристикой данного вида устройств является их интерактивная динамическая подстройка под пользователя, включающая в себя возможности активного взаимодействия субъекта и пассивного регулирования параметров изображения в зависимости от положения наблюдателя. Такая методологическая основа позволяет моделировать ситуации, сходные с реальными условиями и нивелировать влияние фактора лабораторного эксперимента (Зинченко и др., 2010).

Из-за того, что в системах ВР человек чаще всего наблюдает движение зрительного стимула, занимающего значительную часть зрительного поля, установки ВР сами по себе с первых дней своего существования оказались тесно связанными с иллюзией движения собственного тела. Сопровождающие векцию дискомфортные симптомы стали в некотором смысле ограничением по продолжительному использованию ВР устройств и симуляторов на базе ВР технологий. На начальном этапе развития технологий ВР Ф. Биокка (Вюсса, 1992) предположил, что векция, возникающая при использовании систем ВР, является побочной технической проблемой, которая исчезнет с развитием более совершенных установок ВР. Однако это предположение оказалось несостоятельным, поскольку были получены данные, показавшие увеличение выраженности векции при улучшении временных характеристик формирования изображения. Например, было показано, что при уменьшении временной задержки подстройки зрительной среды под изменение положения наблюдателя иллюзия векции возникала быстрее (Bailey et al., 1994). В этом контексте стоит отметить также тему привыкания к виртуальной среде (ВС). Так, Дж. Хсу с коллегами показал, что в процессе привыкания у испытуемых сильно снижается выраженность симптомов расстройств движения и общий уровень дискомфорта. 15 участников его эксперимента в течение 3 недель играли в компьютерный авиасимулятор, по 40 мин в день, используя шлем виртуальной реальности. Уже на 3 неделю симптомы дискомфорта исчезли, а главным выводом стало то, что число проб представляет собой более важный фактор для успешного привыкания

к виртуальным условиям, чем промежутки между ними (Hsu et al., 2016). Векция у данных испытуемых также стала возникать значительно реже.

На основе данных об эффекте привыкания была предложена модель воздействия виртуальной среды на человека (Nichols et al, 2002), которая включала как психологические, так и физиологические адаптивные изменения конкретного организма. Авторы предполагают, что пребывание в условиях ВР и выработка определённых адаптивных механизмов в конечном итоге приводят к «виртуальному опыту» - конструкту, оказывающему воздействие на динамические индивидуальные характеристики человека и протекание его когнитивных процессов (Рис.6). Согласно предложенной модели, при воздействии ВС происходят адаптационные изменения организма, которые откладываются в памяти как виртуальный опыт, изменяющий динамические индивидуальные характеристики взаимодействия наблюдателя с ВС.

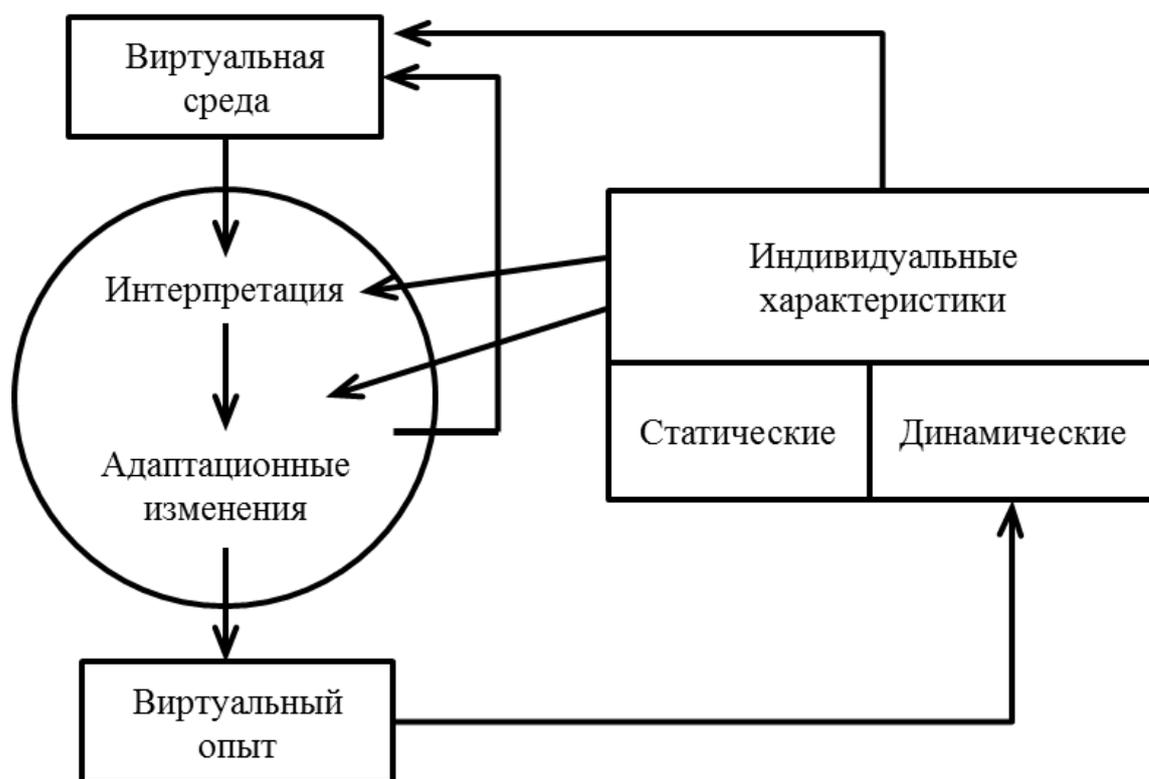


Рис. 6. Модель воздействия виртуальной среды на человека (по: Nichols et al, 2002).

Данная модель наглядно демонстрирует тот факт, что интенсивность переживания иллюзии движения собственного тела в системах виртуальной реальности зависит от опыта взаимодействия с такого рода устройствами. Тем самым обосновывается факт значительного влияния такого перцептивного фактора как индивидуальные различия между испытуемыми на переживание векции.

Стоит также отметить, что одной из основных особенностей изучения векции в системах ВР является взаимозависимость векции и эффекта присутствия. Эффект присутствия в ВР (Presence effect) принято определять как переживание человеком реалистичности виртуальных объектов и взаимодействия с ними во время нахождения в виртуальных средах, созданных методами компьютерной графики (Slater et al., 1998). Так в одном из экспериментов на основе анализа субъективных отчётов испытуемых было установлено (Tanaka & Takagi, 2004), что чем больше увеличивается угловая скорость вращения стимула и его размер, тем более выражено переживание векции. При этом субъективные оценки эффекта присутствия так же были выше. Увеличение степени контроля над виртуальной ситуацией путём самостоятельного регулирования испытуемыми скорости вращения стимуляции снижало как эффект присутствия, так и ощущение векции.

В другом исследовании с использованием ВР были обнаружены крайне небольшие значения времени возникновения векции – 1-3 с (Steen & Brokhoff, 2000) как для линейной, так и для круговой векции. Одновременно с этим авторы обнаружили значительные показатели степени выраженности эффекта присутствия. В эксперименте была использована система ВР, представляющая собой реалистичный макет кабины самолёта, расположенный на подвижной платформе. В качестве экрана использовался панорамный проекционный дисплей. На экране демонстрировались реалистичные виртуальные сцены ландшафтов, обычно наблюдаемых из кабины пилота самолётов. С помощью опросников было обнаружено, что интенсивность эффекта присутствия положительно коррелирует с интенсивностью переживания иллюзии движения собственного тела.

Были предприняты так же попытки объективно измерить эффект присутствия посредством выраженности иллюзии векции. Так, А. Протеро и А. Оми (Prothero, 1998; Ohmi, 1998) предположили связанность этих явлений, основываясь на следующем рассуждении: если человек испытывает в ВР ощущение собственного перемещения, то это и есть проявление максимальной выраженности эффекта присутствия. В эксперименте наблюдателю на широкоформатном дисплее предъявляли его виртуальное перемещение на автомобиле по гоночной трассе. Амплитуды отклонений его тела и баллы по опроснику «Симуляторные расстройства» положительно коррелировали с субъективными оценками интенсивности эффекта присутствия. Такой подход, тем не менее, имеет существенное методологическое ограничение. Если иллюзия движения собственного тела, имеющая в своей природе сенсорный конфликт, обеспечивает высокую степень эффекта присутствия, то эффект присутствия можно также признать негативным аспектом использования ВР, наряду с дискомфортными симптомами.

В настоящее время внимание исследователей привлекает векция, возникающая у пользователей шлемов ВР (Moss et al., 2011; Lawson et al., 2015). Качественная особенность иллюзии в этом случае заключается в том, что в отличие от классических экспериментов с применением широкоформатных экранов или CAVE-систем, человек не имеет возможности физического перемещения. Поэтому некоторые авторы выделяют особый подвид векции, возникающей в шлеме виртуальной реальности, называемый векцией, опосредствованной движением (Palmisano et al., 2015). Двигательная активность пользователя может усиливать или ослаблять сенсорный конфликт, в результате чего выраженность иллюзии может изменяться. Так в эксперименте Б. Рике и Дж. Джордана испытуемые решали задачу сопровождения целевого объекта на поверхности поля (Riecke et al., 2015). Сами испытуемые оставались при этом неподвижными, виртуальная среда приближалась к ним с постоянной скоростью, и у них имелась возможность совершать движения головой с целью рассматривания виртуального мира и нахождения виртуального объекта. Было

обнаружено, что решение данной задачи в шлеме виртуальной реальности приводило к большей выраженности иллюзии, чем при выполнении данного задания на экране при фиксации головы испытуемого.

В ситуации использования шлемов ВР выраженность векции в меньшей степени зависит от параметров зрительного стимула, чем от воспринимаемого мультисенсорного потока. В эксперименте Дж. Кима с коллегами испытуемым предлагалось наблюдать за линейным перемещением стимула либо при неподвижном положении головы, либо совершая циклы наклонов головы (Kim et al., 2015). Векция была максимально выражена в том случае, когда испытуемые совершали движения головой в сторону движения стимула (компенсаторные движения), по сравнению с ситуацией движения головы в противоположную сторону.

В то же время показано, что иллюзия движения собственного тела при использовании шлемов ВР достоверно сопровождается появлением дискомфортных симптомов у испытуемых. П. Говард с коллегами обнаружили большую выраженность таких ощущений как тошнота и головокружение у испытуемых, которые в шлеме ВР наблюдали за движением стимула, по сравнению с испытуемыми, которым это движение предъявлялось на широкоформатном экране (Howarth et al., 1997). Эксперименты Е. Регана с коллегами показали, что испытуемые в шлемах ВР совершают меньше движений головой при решении задачи осматривания, чем в обычной жизни при выполнении данного задания. При этом, чем меньше движений совершает испытуемый, тем негативнее выражена у него дискомфортная симптоматика (Regan et al., 1993). Такой вывод отчасти подтверждает теорию сенсорного конфликта, так как в случае совершения движения головой, конфликт между модальностями снижается, что и приводит к уменьшению выраженности самой иллюзии.

Другое объяснение данного эффекта связано с особенностями глазодвигательной активности при использовании шлемов. При нормальных движениях головы в обычной жизни под воздействием сетчаточной информации

и детекции ускорений отолитовым органом вестибулярного аппарата возникает вестибуло-окулярный рефлекс – скачкообразное возвращение взгляда в центр видимого поля. Однако в условиях шлема ВР данный механизм оказывается нарушенным. При наличии в шлеме ВР встроенного акселерометра движения головы сопровождаются подстройкой изображения, тем самым необходимость компенсаторных движений глаз исчезает. То есть голова человека совершает движение, но зрительное поле при этом остаётся стабильным. При отсутствии акселерометра вне зависимости от движений головы предъявляется постоянная стимуляция, не меняющая своего пространственного расположения, что так же ведёт к отсутствию компенсаторных движений глаз (Ebenholtz, 1992; Ebenholtz et al., 1994). По мнению Ш. Эбенгольца, это приводит к возникновению негативной глазодвигательной симптоматики – излишнему напряжению глаз, трудностям фокусировки взгляда, размытости зрения. Данный класс симптомов становится, таким образом, сопутствующим дискомфортным симптомом для возникающей иллюзии движения собственного тела.

Поскольку векция переживается человеком одновременно с возникновением ряда дискомфортных симптомов, то чаще всего возникновение иллюзии рассматривается авторами как негативное явление, которого следует избегать. Однако, существует иная точка зрения на значение иллюзии движения собственного тела для систем ВР. Виртуальные среды не позволяют человеку реализовать в полной мере двигательную активность, подобную активности в реальном мире. Этот факт снижает степень иммерсивности ВР. Под иммерсивностью понимается степень погружения пользователя в виртуальный мир, в которой он ощущает себя частью этого мира (Бабенко, 2006). Для решения данной проблемы производители ВР устройств увеличивают размеры установок ВР и добавляют в них системы отслеживания положения пользователя. Тем не менее, такие усовершенствования значительно увеличивают стоимость ВР систем (Riescke et al., 2011). Некоторые авторы считают, что иллюзия движения собственного тела является решением данного вопроса, так как восприятие иллюзорного перемещения своего тела заменяет восприятие реального движения

(Riecke et al., 2012). Такой подход позволяет использовать VR устройства небольшого размера, но подбирать параметры виртуальных сред, способных индуцировать иллюзию именно в те моменты работы виртуальной симуляции, когда это является необходимым.

Поскольку системы VR всё чаще применяются для изучения векции, то вопрос о соотношении иллюзии движения собственного тела, эффекта присутствия и негативных симптомов неизбежно будет возникать при планировании и реализации экспериментов. Проблема контроля взаимовлияния данных феноменов заключается в отсутствии надёжных методик оценки степени выраженности как векции и уровня дискомфорта, так и эффекта присутствия (Freeman et al., 2000).

2.2. Изучение мозговых механизмов иллюзии движения собственного тела

Несмотря на значительное количество проведённых исследований, посвящённых изучению иллюзии движения собственного тела, в большинстве из них в качестве показателя выраженности иллюзии используются самоотчёты испытуемых, субъективное шкалирование интенсивности иллюзорного перемещения, а также временные метки начала/окончания векции, получаемые путём нажатия испытуемыми на кнопки джойстиков. Результаты подобного рода измерений не позволяют делать выводы о мозговых механизмах реализации векции.

Согласно описанным выше моделям сенсорного конфликта, векция возникает как побочный продукт нарушения в процессах интеграции сенсорной информации, наряду с головокружением и тошнотой. Существенным недостатком этих моделей следует признать отсутствие подтверждений в экспериментах с регистрацией активности головного мозга. В результате, не смотря на разные способы математического описания правил интеграции сенсорной информации, модели психофизиологических механизмов возникновения иллюзии с указанием

структур головного мозга, вовлечённых в данный процесс, в рамках теорий сенсорного конфликта предложено до сих пор не было.

Тем не менее, в последние два десятилетия было проведено некоторое количество экспериментов по изучению иллюзии движения собственного тела с применением технологий нейровизуализации, что позволило получить новые данные о мозговых механизмах протекания данной иллюзии. Изучение векции с использованием технологий фМРТ показало активацию многих зон головного мозга, коррелирующую с самоотчётами испытуемых о субъективных ощущениях движения собственного тела. В первую очередь отмечается активация зрительных зон V5/MT и STS, чувствительных к восприятию движения. По данным некоторых исследований, данные зоны коры необходимы для различения биологически значимых от биологически незначимых изменений окружающей среды. При этом биологическая значимость определяется необходимостью изменения положения тела в пространстве (Goodale et al., 1991). То есть активация этих областей во время переживания иллюзии объясняется необходимостью адаптации к изменившимся условиям, в которых находится человек. С этой точки зрения, наблюдаемая активация является следствием переживания иллюзии, а не её причиной и, таким образом, не вскрывает механизмов возникновения и протекания векции.

В самых ранних работах по изучению иллюзии движения собственного тела методами нейровизуализации была обнаружена избирательная активация области островка в течение переживания векции. Так, Превик (Previc et al., 2000), используя ПЭТ и предъявляя перемещающиеся белые точки, обнаружил увеличение активности островковой зоны, соответствующее моменту сигнализации испытуемыми о возникновении иллюзии путём нажатия на кнопку. Позднее данный результат был получен в другом исследовании при сравнении иммерсивности дисплеев с различной шириной угла обзора (Beer, et al., 2002). Оказалось, что при предъявлении стимуляции на широкоформатном экране, испытуемые отмечали наличие векции, и, в то же время, было зафиксировано повышение активности в области островка в правом полушарии. Поскольку

островковая зона связана с обработкой вестибулярной информации, на основании полученных данных была выдвинута гипотеза вестибулярной фасилитации, согласно которой сенсорный конфликт возникает в результате повышения активации вестибулярных зон коры при наблюдении движущегося стимула большого размера (Cardin et al., 2010). То есть возникает не усиление активности зрительной системы, а повышение активности вестибулярной системы как обратная реакция на несоответствие зрительных и вестибулярных сигналов. Стоит отметить, что авторы не указали причин и конкретных механизмов такого повышения активности со стороны вестибулярных зон мозга.

Дальнейшее изучение мозговых механизмов векции обнаружило противоположные результаты. В одном из экспериментов, проведенном А. Кляйншмидтом и его коллегами (Kleinschmidt et al., 2002) испытуемым, находящимся в установке фМРТ, предъявляли вращающийся с постоянной скоростью 45 угл. град./сек. диск, полностью занимающий всё зрительное поле. На диск были нанесены чередующиеся радиальные чёрные и белые полосы. Нажимая на кнопку, испытуемые сигнализировали о начале ощущения иллюзии движения собственного тела, а также о моменте её окончания. Было обнаружено, что в течение эксперимента векция и обычное восприятие движения диска чередовались. Кроме того, имело место так называемое «бистабильное восприятие» – испытуемые ощущали векцию, но понимали, что они неподвижны. При этом эпохи восприятия стабильного положения своего тела, векции и бистабильного восприятия были схожи – в среднем по 10 – 18 с. Результаты регистрации активности головного мозга показали, что во время восприятия только движения диска избирательно активировались зоны зрительной коры (V1 – V5) и вестибулярная парieto-инсулярная кора (PIVC). Во время ощущения векции избирательно активировалась только область узелка мозжечка (NC). Однако целый ряд зон оказались активными для обоих видов восприятия – это зоны дорзомедиальной коры (DM), верхней височной области (ST), медиальная верхняя височная кора (MST). Наиболее важный результат данного исследования заключался в том, что было отмечено снижение уровня активации зрительных зон

коры при ощущении векции до уровня активации при наблюдении за статичным диском и отсутствие активности островковой области во время векции. Данное исследование является центральным в области изучения векции с применением фМРТ, так как в ряде аналогичных работ, повторяющих эксперимент А. Кляйншмидта с коллегами, были получены сходные результаты об активации структур мозга при переживании иллюзии (Dietrich et al., 2003; Deutschlander et al., 2004; Kovacs et al., 2008). Таким образом, была выдвинута гипотеза вестибулярной ингибиции, согласно которой сенсорный конфликт и векция возникают в результате слабости вестибулярного сигнала по отношению к сигналу со стороны зрительной системы.

Различия в полученных данных могут объясняться тремя группами факторов. Во-первых, в исследованиях были использованы различные типы стимуляции, индуцирующие возникновение разных типов иллюзии. Гипотеза вестибулярной фасилитации была сформулирована на основании анализа результатов по изучению линейной векции, в то время как авторы гипотезы вестибулярной ингибиции изучали круговую векцию. Во-вторых, были использованы различные способы регистрации выраженности иллюзии – в первом случае авторы косвенно оценивали выраженности векции по уровню субъективного дискомфорта, а во втором применялась субъективная оценка интенсивности иллюзии. В-третьих, повышенная активация области островка была обнаружена с помощью методики ПЭТ, а снижение активации этой зоны во время векции было показано с использованием фМРТ. Ввиду этих ограничений, ни одну, ни вторую гипотезу нельзя признать убедительной, поэтому функциональная роль островковой зоны в механизмах реализации иллюзии до сих пор остаётся неопределённой.

Использование методов электроэнцефалографии (ЭЭГ) и магитоэнцефалографии (МЭГ) позволило получить другие данные об активности головного мозга при переживании иллюзии движения собственного тела. Так при воздействии глобального движения зрительной стимуляции С. Накагавой с коллегами (Nakagawa et al., 2002) с использованием МЭГ удалось обнаружить

целый ансамбль связанных с векцией областей. В качестве стимулов использовались: статичный квадрат, образованный чередующимися чёрными и белыми рамками, подобный первому квадрат, но с движущимися рамками, имитирующими движение по тоннелю, контрольный круг, образованный чередующимися чёрными и белыми кольцами. Для усиления выраженности иллюзии собственного движения видеозапись предъявлялась на широкоформатном экране. Было установлено, что при предъявлении всех трёх стимулов имеет место активация пост-центральной извилины (GP) и нижней височной доли (IPTL), то есть тех областей, которые отвечают за восприятие движение тела. Более значимым результатом явилась активация покрышки (PO), теменной доли (PL), прецентральной извилины (GPC) а также верхней височной извилины (STG) только во время ощущения векции. Учитывая большую площадь зоны активации, авторы предполагают, что в этих областях реализуется вестибулярная функция в целом, как интегратор сигналов от разных видов модальностей. То есть сенсорный конфликт определяется мозгом в результате параллельной распределённой обработки информации о положении тела и его движениях в данный момент времени.

В ряде исследований была продемонстрирована большая эффективность использования ЭЭГ для изучения мозговых механизмов иллюзии движения собственного тела. В одной из первых таких работ О. Токумару с коллегами (Tokumaru et al., 1999) обнаружил значительные различия в топографии активирующихся на уровне альфа ритма зон головного мозга при наблюдении стимуляции, индуцирующей переживание векции, по сравнению со статичным зрительным стимулом. Оказалось, что во время переживания векции, происходила значительное снижение мощности альфа-ритма в теменных и центральных областях левого полушария. При этом в данных зонах регистрировалось увеличение мощности бета-ритма. Существенным ограничением данного эксперимента следует признать то, что в нём приняли участие всего 5 испытуемых, а также автор не использовал специального приёма, с помощью которого испытуемый мог бы отметить момент возникновения

иллюзии. То есть анализу были подвергнуты записи активности мозга во время наблюдения за движущейся вращающейся стимуляцией. Ввиду данных уточнений можно признать исследование О. Токумару скорее методическим, демонстрирующим потенциальную эффективность использования метода ЭЭГ для изучения векции.

Позднее, в другом эксперименте, К. Тило с коллегами (Thilo et al., 2003) измерял амплитуду зрительных вызванных потенциалов при восприятии вращающейся стимуляции, состоящей из чёрных и белых радиальных секторов, окружённых неподвижным паттерном, окрашенным как шахматное поле. Чёрные и белые клетки этого поля меняли свой цвет на противоположный каждые 750 мс. Было показано, что амплитуда потенциала N70 была значимо меньше в течение промежутков времени, отмеченных испытуемыми как промежутки переживания векции, по сравнению с другими промежутками времени, в течение которых испытуемые воспринимали вращение объекта. Изменения в амплитудах вызванных потенциалов были обнаружены в затылочной области (электроды Oz, O1, O2,). Данный результат согласуется с результатами А. Кляйншмидта (Kleinschmidt et al., 2000), также обнаружившего снижение активации зрительных областей во время переживания векции с помощью фМРТ. То есть исследование К. Тило показало снижение вклада зрительного сигнала в сенсорный конфликт, однако не были обнаружены специфические изменения в активации структур, связанных с обработкой вестибулярной информации.

Изучение векции С. Слобоуновым и коллегами (Slobounov et al., 2013) при помощи метода ЭЭГ примечательно тем, что авторы просили испытуемых совершать телом движения в такт движениям виртуальной комнаты. То есть впервые был добавлен двигательный компонент. В случае, когда комната неожиданно меняла направление своего качания, испытуемые субъективно отмечали большую степень выраженности иллюзии, а на поверхности скальпа регистрировался всплеск тета-активности в парието-темпоральных областях. Таким образом было обнаружено, что во-первых наличие несогласованной с зрительным стимулом двигательной активности является фактором,

усиливающим интенсивность иллюзии, а во-вторых была впервые отмечена связь тета-ритма с векцией. Активность в области тета-диапазона рассматривается авторами как показатель того, что мозг не успел адаптироваться к изменившейся ситуации, и актуализируется поиск новых ресурсов для правильного определения положения тела в пространстве. Тем самым результаты данного исследования не вскрывают механизмов реализации сенсорного конфликта, но демонстрируют нейрофизиологические последствия его возникновения, что является косвенным объективным индикатором выраженности иллюзии.

Ещё одной попыткой найти электрофизиологические корреляты векции стало исследование Б. Кешаварца (Keshavarz et al., 2014). В эксперименте, проведённом автором с коллегами, зрительное поле, состоящее из вертикальных чёрно-белых полос, было разделено на центральную и периферическую части. В первой серии эксперимента обе части двигались в одном направлении, во второй – в разных, в третьей – периферия была статична при движущемся центре, в четвёртой наоборот перемещалась периферическая часть, а центральная оставалась неподвижной. Выяснилось, что в последнем условии затылочный N2 потенциал имеет наибольшую амплитуду, а испытуемые отмечают наибольшую выраженность векции. Авторы объясняют такой эффект наличием сенсорного конфликта на уровне зрительной системы, анализирующей одновременно большие по площади подвижные и неподвижные стимулы. Несомненным достоинством этого исследования является то, что было использовано сравнение результатов регистрации ЭЭГ при наблюдении движущейся стимуляции в разных условиях, а не сравнение биоэлектрической активности мозга в случае движущегося и статичного стимула. Продолжением этого методического приёма при изучении векции стало исследование Р. Барри с коллегами (Barry et al., 2014). В эксперименте Р. Барри были использованы зрительные стимулы, состоящие из большого количества белых точек, движущихся по направлению к и от испытуемого. Наряду с набором точек были использованы нарушенные зрительные стимулы, созданные путём движения отдельных групп точек в разные стороны. Была обнаружена десинхронизация на уровне бета-ритма в пользу тета-

активности при восприятии стимуляции, индуцирующей векцию. Для нарушенных зрительных стимулов такой десинхронизации обнаружено не было. Таким образом, результаты Р. Барри согласуются с данными С. Слобоунова, описанными выше, в части регистрации повышения активности на уровне тета-ритма.

Особую ценность представляют результаты электрофизиологического исследования А. Шлака с коллегами (Schlack et al., 2006). С помощью методики внутриклеточной регистрации проводилось исследование векции у макак. Было установлено, что большую роль в процессах переработки информации о положении и движении тела макаки играет вентральная интрапариетальная кора ее мозга (VIP). Две взрослые макаки помещались на специальный стул, прикрепленный к двум продольным рельсам для перемещения. Визуальное изображение проецировалось на плоский широкоформатный экран. Стимуляция представляла собой 506 белых точек на чёрном фоне, которые могли двигаться по направлению к макаке или же, наоборот, от неё, индуцируя линейную векцию. 3 экспериментальные ситуации включали в себя пассивное перемещение животного вперёд-назад в полной темноте без зрительной стимуляции, движение зрительного потока в двух направлениях при фиксированном положении макаки в пространстве и 4 варианта сочетания одновременных движений животного и зрительной стимуляции. Было показано, что 77% клеток области VIP генерировали спайковую активность в ответ на пассивное перемещение животного в пространстве. Все клетки данной области имели синаптические связи с вестибулярным аппаратом и зрительной корой. Среди клеток, избирательно реагирующих на перемещение, примерно 43% реагировали только на вестибулярные сигналы при настоящем перемещении животного, ещё 47% - только на перемещение зрительной стимуляции, остальные 10% - на оба вида стимуляции в результате чего теряли свою селективную настройку. Авторы сделали следующий вывод: в каждый момент времени указанная зона мозга осуществляет сравнение сигналов, поступающих из зрительной и вестибулярной зон, и на основании результатов сравнения формируется ощущение равновесия. В

случае большего доминирования одних сигналов над другими, возникает ощущение потери ориентации тела в пространстве. Данный результат представляет большой интерес, поскольку в ряде других исследований с участие человека была обнаружена избирательная активация зоны VIP при возникновении симптомов локомоционной болезни (Thurell et al., 2002, Miles et al., 2010). Кроме того, обнаружение в рамках одной области клеток, реагирующих и на зрительные, и на вестибулярные сигналы, позволяет уточнить гипотезы вестибулярной ингибиции и фасилитации, связанные с активностью островковой области путём предположения наличия в ней также клеток, обладающих избирательной активацией в ответ на зрительный или вестибулярный сигнал.

Обсуждая результаты исследований мозговых механизмов векции, отдельно стоит отметить работу, цель которой заключается в установлении взаимосвязи между векцией, уровнем вазопрессина и окситоцина и склонности человека испытывать тошноту при возникновении иллюзии (Koch et al., 1990). В качестве стимуляции был использован оптокинетический барабан, вращавшийся вокруг сидящего неподвижно испытуемого. При помощи электродов, закреплённых внизу живота, регистрировалась электрическая активность желудочно-кишечного тракта, отражающая динамику перистальтики кишечника. До и после вращения стимуляции происходил забор крови у испытуемых для анализа. В эксперименте 6 испытуемых пожаловались на появление симптомов тошноты и нарушения в работе желудка, что подтвердилось данными электрогастрографии. Ещё 6 испытуемых не обнаружили такой симптоматики. Уровни вазопрессина и окситоцина у обеих групп были одинаковыми до начала эксперимента. Однако, после минутного вращения стимуляции у группы испытуемых, отметивших возникновения тошноты, уровень вазопрессина значительно повысился по сравнению со второй группой испытуемых. Различий в уровне окситоцина обнаружено не было. Авторы пришли к выводу, что вазопрессиновые нейроны магноцеллюлярной нейрогипофизарной системы активируются у ряда испытуемых из-за возникновения тошноты и нарушений в работе желудка, что в свою очередь приводит к возникновению иллюзии. Таким

образом, результаты данного эксперимента частично подтверждают токсиную гипотезу возникновения векции (Treisman, 1977).

На сегодняшний день имеется достаточное количество экспериментальных данных об активности различных областей коры головного мозга в процессе переживания векции. Однако, как отмечают некоторые исследователи иллюзии движения собственного тела, результаты, полученные в разных работах, зачастую не согласуются между собой (Morrone et al., 2008). Особую сложность сравнения эмпирических результатов вызывает тот факт, что в разных исследованиях были применены различные типы зрительной стимуляции. Так, в исследованиях с применением средств нейровизуализации чаще всего использовалась стимуляция для индуцирования круговой векции, в то время как исследователи, использующие ЭЭГ, в основном применяли стимуляцию для инициации линейной векции (Nishiike et al., 2002, van der Hoorn et al., 2010). Второй методической проблемой изучения мозговых механизмов иллюзии движения собственного тела является сравнение авторами активности головного мозга при восприятии движущегося стимула и статичной стимуляции. Такой подход отражает различие в протекании мозговых процессах при восприятии движущегося и статичного объекта вообще, а не особые механизмы возникновения иллюзии. Тем более, что в качестве показателя появления векции используется обычно самоотчёт испытуемого (Previc et al., 2000). В результате, несмотря на большое количество экспериментов, проведённых с использованием различных методов изучения активности головного мозга, однозначных результатов о мозговых механизмах протекания иллюзии движения собственного тела получено не было.

2.3. Роль глазодвигательной активности в возникновении иллюзии движения собственного тела.

Движения глаз тесно связаны с динамикой протекания многих когнитивных процессов (Ярбус, 1965; Гиппенрейтер, 1970; Зинченко, 1969). Известны глазодвигательные рефлексy, которые призваны стабилизировать положение стимула на сетчатке в процессе движения человека. Все они направлены в

противоположное направление относительно движения наблюдаемого объекта, чтобы изображение на сетчатке оставалось стабильным. Различные типы таких рефлексов базируются на основании использования зрительной, вестибулярной или проприоцептивной информации (Бинг, 1959). Одним из таких рефлексов является оптокинетический нистагм (ОКН) – парные (конъюгированные) колебательные движения глаз, возникающие при фиксации взора на движущихся в одну сторону предметах (Разумовский и др., 1989). Впервые это явление описал Я. Пуркинье у неподвижных лиц, наблюдавших за движением кавалерийского отряда на параде (Purkinje, 1825). ОКН может также возникать у наблюдателей, перемещающихся в пространстве, при фиксации взгляда на неподвижных предметах окружения (Неверов, 1966). Р. Барани назвал такой тип ОКН «железнодорожным» (Barany, 1918). Г. Гельмгольц также отмечал данный тип ОКН у людей, рассматривающих местность с движущегося транспорта (Гельмгольц, 1896). В клинической практике для диагностических целей ОКН вызывается вращением оптокинетического барабана, на стенки которого нанесены чередующиеся чёрные и белые полосы (Лахман, 1940).

ОКН состоит из медленной (прослеживание цели) и быстрой (возвратное саккадическое движение в исходную позицию) фаз (Кисляков, 1966) (рис.7). Процесс возникновения ОКН осуществляется по следующему пути: сетчатка – зрительный нерв – наружное коленчатое тело и передние бугорки четверхолмия – сияние Грациоле – ассоциативный затылочно-лобный путь – задний продольный участок – глазодвигательные ядра (Попелянский, 2004). Таким образом, предполагается, что реализацию медленной фазы ОКН ответственна короткая связь затылочной коры с глазодвигательным ядром. Быстрая фаза ОКН осуществляется посредством оптомоторного пути от затылочных областей через лобный центр взора к глазодвигательным ядрам (Скют и др, 2001).

Реализация ОКН тесно связана не только с сетчаточной информацией, но и с сигналами от вестибулярного аппарата. ОКН даже изначально рассматривался как более древний эволюционный механизм стабилизации изображения на сетчатке при перемещении по сравнению с вестибуло-окулярным рефлексом

(ВОР) (Воячек, 1915). С точки зрения данной гипотезы ВОР является условным рефлексом, образовавшимся на основе ОКН, так как в процессе эволюции происходило многократное сочетание оптокинетической стимуляции и раздражения ампулярных рецепторов полукружных каналов вестибулярного аппарата. Поэтому ОКН имеет прямое отношение к интеграции зрительной и вестибулярной информации, а значит и к механизмам возникновения сенсорного конфликта и векции.

В ряде исследований было обнаружено, что схожесть параметров ОКН и ВОР определяется сложными механизмами интеграции эфферентной информации. Роль такого интегратора во многом выполняют вестибулярные ядра (Spiegel, 1933). Исследования, выполненные на бодрствующих животных с применением микроэлектродной техники, показали, что на определённых группах нейронов вестибулярных ядер конвергируют сигналы и от сетчатки, и от вестибулярного аппарата (Dichgans, 1977; Dichgans et al., 1973). Данный факт был доказан путём сравнения импульсной активности одних и тех же вестибулярных нейронов, регистрируемой в ситуации вращения животного в темноте и в ситуации вращения вокруг неподвижного животного оптокинетического барабана. И в том, и в другом случае, одни и те же группы нейронов реализуют аналогичные паттерны импульсной активности (Henn et al. 1974; Waespe et al., 1977). Кроме вестибулярных ядер лабиринтно-ретиальные взаимодействия обеспечиваются также ретикулярной формацией ствола мозга. В её парамедиальной понто-медулярной области были также обнаружены нейроны, реагирующие на зрительные и вестибулярные афферентные сигналы (Berthoz et al., 1977; Grant et al., 1977; Petrosini et al., 1975). Поскольку реализация глазодвигательной активности по типу ОКН и ВОР находится в зависимости от характера интеграции сенсорной информации различной модальности, обращает на себя внимание тот факт, что векция (как результат нарушения процессов сенсорной интеграции) и данные типы глазодвигательных рефлексов имеют общие физиологические основания.

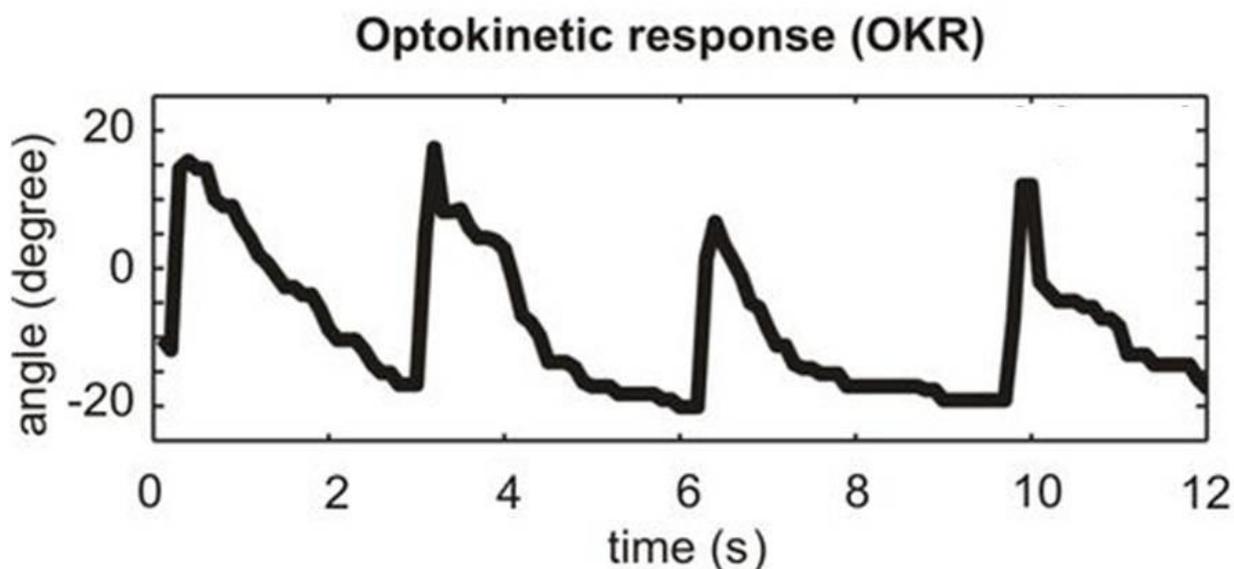


Рис. 7. Пример профиля оптокинетического нистагма (по Palmisano et al., 2011)

Связь ОКН с векцией известна ещё с первых работ в области изучения данной иллюзии. Э. Мах был первым, кто обратил внимание на тот факт, что если испытуемый фиксирует взглядом точку и подавляет ОКН, то векция наступает быстрее, чем в случае, когда глаза прослеживают движения стимула (Mach, 1875). В. Беккер с коллегами (Becker et al., 2002) подверг систематической проверке зависимость времени наступления векции от степени фиксации взглядом неподвижной точки в различных условиях наблюдения стимуляции. В его эксперименте использовался оптокинетический барабан и несколько видов инструкций для испытуемых. В первом условии, испытуемые должны были прослеживать движения стимуляции и, таким образом, не мешать реализации ОКН. Во втором условии, от испытуемых требовалось фиксировать взглядом статичную точку, расположенную поверх движущейся стимуляции. Таким образом, ОКН оказывался подавленным. Результаты показали, что векция возникает быстрее, если глаза фиксируются на точке по сравнению с ситуацией натурального прослеживания стимуляции. Авторы объясняют данный феномен тем, что информация от сетчатки имеет больший приоритет в обработке, чем проприоцептивная информация от глазных мышц. Поэтому, в том случае, когда взгляд фиксируется на точке, движение стимуляции по сетчатке глаза оказывается

более значимым для принятия решения о движении тела в целом и инициации векции, чем проприоцептивные сигналы от прослеживающих движений глаз в ситуации реализации ОКН. Данное объяснение сходно с объяснением так называемого «Ауберт-Фляйшл феномена» (Aubert, 1886), который заключается в том, что воспринимаемая скорость наблюдаемого движущегося стимула меньше в том случае, если проследить его движение взглядом, чем в случае статичного положения взгляда. Более раннее исследование Х. Фушики (Fushiki et al., 2000) с коллегами также показало, что при фиксации взглядом неподвижной точки испытуемый переживает более интенсивную векцию, что выражается в значительном уменьшении времени возникновения иллюзии – 5 с по сравнению с 18 с в случае совершения прослеживающих движений глаз.

Сходный результат был получен в исследовании С. Накамуры (Nakamura, 2004), посвящённом изучению так называемой инвертированной векции. Автор обнаружил, что медленно движущаяся стимуляция на фоне быстро движущегося в противоположном направлении стимула на заднем плане инициирует векцию в том же направлении, что и переднеплановый стимул с той же иллюзорной скоростью. С. Накамура пришёл к выводу, что данный эффект имеет место в силу фиксации точки на поверхности переднепланового стимула и подавления ОКН.

Однако в ряде работ высказывается прямо противоположное мнение. Так, на основании данных о том, что физическое перемещение тела и объёмная движущаяся зрительная среда вызывают характерные нистагменные движения глаз, Ш. Эбенгольц с коллегами (Ebenholtz et. al., 1994) выдвинули гипотезу: проприоцептивные сигналы от глазных мышц при ОКН и ВОР и есть основная причина векции. Ш. Эбенгольц считает, что при увеличении интенсивности проприоцептивного сигнала от мышц к мозговому стволу, растёт внутриглазное давление, что приводит к дополнительной передаче сигнала по сенсорному окончанию тройничного нерва. Таким образом, в мозговой ствол поступает усиленный сигнал, запускающий каскад дискомфортных реакций и, как следствие, возникает векция. Эта гипотеза нашла подтверждение в работах Р. Штерна (Stern, et.al. 1990), в которых авторы отмечают значительное уменьшение

выраженности векции при увеличении степени фиксации взгляда, в противовес прослеживающим движениям. Кроме того, И. Пиико (Ruukko et al., 1984) показал, что введение скополамина, уменьшающего выраженность ОКН, приводит к уменьшению дискомфортных ощущений в условиях возникновения векции как при наблюдении движущегося стимула, так и при вестибулярных воздействиях. Сходный эффект получен этим автором с применением дименгидрината (драмина). Также Р. Петерка с коллегами (Peterka et al., 1987) установили, что классическая стимуляция для изучения нистагма – вращение оптокинетического барабана – у 60% обследуемых вызывает дискомфортные ощущения и векцию при выполнении инструкции свободного осматривания по сравнению с ситуацией выполнения задачи фиксации взглядом неподвижной точки.

В силу наличия несогласованности результатов различных исследователей можно предположить более сложные взаимосвязи между движениями глаз и иллюзией движения собственного тела. Для установления характера этих взаимоотношений необходимо оценивать динамику векции в сопоставлении с динамикой глазодвигательной активности и текущей деятельностью испытуемого. Например, как показывает исследование С. Аутэ (Authie, 2011), появление дискомфортных ощущений и векции зависит и от того, выполняет ли человек какую-либо осмысленную деятельность или же пассивно наблюдает за перемещением стимуляции. В эксперименте испытуемые проходили виртуальную трассу за рулём гоночного автомобиля на симуляторе с широкоформатным дисплеем. Во время прохождения поворотов, водители фиксировали взгляд в точке апекса – оптимальной точке касания шинами внутренней стороны виртуального поворота. Окулография обнаружила нистагменные движения глаз, а испытуемые отмечали ощущения векции, однако дискомфорта в виде тошноты и головокружений зафиксировано не было.

Одной из первых попыток установить взаимосвязь между динамикой нистагменной активности и возникновением векции стало исследование Дж. Ким и С. Пальмизано (Kim & Palmisano, 2010). В эксперименте испытуемым предъявлялись движущиеся в различных направлениях стимулы (каждый

длительностью 30 с) без фиксации точки, призванные инициировать возникновение линейной векции. Было показано, что увеличение интенсивности иллюзии сопровождается уменьшением скорости медленной фазы ОКН. Причём данное уменьшение имеет место за несколько секунд до того, как испытуемый отмечает возникновение иллюзии. Существенным недостатком данной работы является короткое время предъявления стимуляции – при средних значениях латенции возникновения векции в 15-25 с время предъявления стимула на 30 с не позволяет достоверно оценить длительность переживания иллюзии. Стоит также отметить, что авторы преследовали цель разработки методики оценки выраженности интенсивности иллюзии с применением глазодвигательных параметров, однако пришли к выводу, что изменения скорости медленной фазы не являются однозначным индикатором иллюзии движения собственного тела.

Несмотря на противоречивые результаты изучения взаимосвязи движений глаз и иллюзии движения собственного тела использование глазодвигательной активности в качестве индикатора выраженности иллюзии и времени её возникновения имеет значительные перспективы. В большом классе естественных задач зрительная система оказывается включённой в структуру основной деятельности и в своём функционировании зависящей от неё (Буякас, 1973). Поэтому анализ двигательных аспектов работы глаза может помочь более детально охарактеризовать структуру и динамику иллюзии движения собственного тела человека. Стоит отметить также тот факт, что тесная связь механизмов реализации ОКН и процессов интеграции зрительной и вестибулярной информации имеет значительные перспективы с точки зрения изучения психофизиологических механизмов данной иллюзии.

2.4. Выводы из литературного обзора

- 1) Иллюзия движения собственного тела является феноменом восприятия, имеющим более чем 100-летнюю историю изучения. Были выделены различные типы иллюзии (круговая, линейная, слуховая, тактильная), среди терминов, обозначающих данную иллюзию, было принято использовать слово «векция».
- 2) Для объяснения механизмов возникновения иллюзии были предложены различные теории. Наиболее авторитетной из них является теория сенсорного конфликта и её модификации.
- 3) Существует дискуссия относительно наличия у векции функционального значения для организации поведения индивида.
- 4) На данный момент не разработана надёжная и валидная методика оценки выраженности иллюзии движения собственного тела. Чаще всего с этой целью используется опросник «Симуляторные расстройства» и субъективное шкалирование интенсивности векции.
- 5) В ряде экспериментов было изучено влияние различных сенсорных факторов на время возникновения и степень выраженности иллюзии. Такими факторами являются ширина угла обзора испытуемого, скорость движения стимуляции, пространственная частота стимула.
- 6) Было обнаружена связь между действием когнитивных факторов и иллюзией движения собственного тела. Оказалось, что содержание зрительной сцены, ожидания испытуемого, возраст и расовая принадлежность оказывают влияние на выраженность иллюзии.
- 7) Использование систем виртуальной реальности эффективно позволяет создавать условия для инициации иллюзии движения собственного тела. В свою очередь векция связана с ощущением эффекта присутствия, возникающего у пользователя виртуальных устройств.
- 8) С применением методов нейровизуализации была обнаружена активация различных зон головного мозга во время переживания иллюзии движения

собственного тела. В частности было установлено повышение активности островковой области и вентральной интрапариетальной зоны.

- 9) Электрофизиологические исследования обнаружили снижение активности зрительной коры во время возникновения векции.
- 10) В различных экспериментах по изучению мозговых механизмов иллюзии движения собственного тела были использованы разные методики инициации иллюзии (стимуляция, установки предъявления стимулов), что осложняет сравнение и обобщение результатов.
- 11) Регистрация глазодвигательной активности человека, переживающего векцию, позволила установить связь нистагменных движений глаз с данной иллюзией. Были выработаны противоречащие друг другу теории о том, что оптокинетический нистагм является причиной векции или же он выполняет роль фактора, подавляющего иллюзию.
- 12) Изучение динамики нистагменной активности в сопоставлении с динамикой переживания иллюзии движения собственного тела имеет перспективы с точки зрения выяснения вклада оптокинетического нистагма и вестибуло-окулярного рефлекса в возникновение сенсорного конфликта и выраженность векции.

Замысел эмпирического исследования

Изложенные выше модели возникновения иллюзии движения собственного тела не содержат исчерпывающего описания психофизиологических механизмов данного феномена. Постулирование того факта, что векция возникает одновременно с сенсорным конфликтом, не отражает всю сложность появления этого субъективного переживания. Проведённые исследования позволили обнаружить распределённую систему областей головного мозга, активирующихся во время возникновения иллюзии. Наряду с этим была показана роль глазодвигательной активности, а также влияние факторов различного уровня на переживание векции. Всё это позволяет предположить наличие особой системы восприятия положения и ориентации тела в пространстве, одним из состояний работы которой является иллюзия движения собственного тела. Такую систему далее будем называть вестибулярная функция, отличая её от вестибулярного аппарата, представляющего собой лишь один из анализаторов. В основе работы данной системы лежат механизмы интеграции сенсорной и когнитивной информации, а в основе нарушений в её работе – сенсорный конфликт, возникающий в результате рассогласования между сенсорными сигналами.

При таком подходе к изучению психофизиологических механизмов возникновения иллюзии требуется выбор психофизиологического показателя, отражающего динамику работы вестибулярной функции. Роль такого показателя в данном диссертационном исследовании выполнили характеристики глазодвигательной активности человека. Для создания условий возникновения сенсорного конфликта и векции были созданы виртуальные среды в высоко иммерсивной среде виртуальной реальности CAVE-system.

Для достижения поставленной в диссертационном исследовании цели выявления психофизиологических механизмов иллюзии движения собственного тела были подготовлены и проведены следующие эксперименты:

- Эксперимент №1 посвящён изучению влияние сенсорного фактора «Ширина угла обзора» на состояние вестибулярной функции и выраженность векции. Во многих исследованиях показано значимое влияние данного сенсорного

фактора на выраженность иллюзии – чем больше угол обзора и чем, следовательно, больший объём стимуляции занимает область периферии зрительного поля, тем большая интенсивность иллюзии переживается испытуемыми (Delmore et al., 1986, McCauley et al., 1992). Доказанное влияние фактора «Ширина угла обзора» позволяет использовать его различные градации для создания условий по инициации нарушений работы вестибулярной функции различной интенсивности. Ещё одна цель данного эксперимента – методическая: разработка надёжного метода оценки выраженности иллюзии, основанного на анализе глазодвигательных показателей.

- Эксперимент №2 посвящён изучению влияния на возникновение и выраженность векции такого когнитивного фактора, как устойчивость системы определения положения и ориентации тела в пространстве нарушениям, появляющимся в условиях сенсорного конфликта. Влияние данного фактора отражает индивидуальные различия в сложившихся способах интеграции сенсорной информации, а также позволяет установить наличие или отсутствие в поведенческом репертуаре определённых выработанных компенсаторных двигательных механизмов.

- Эксперимент №3 направлен на изучение связи динамики иллюзии движения собственного тела и состояния системы определения положения и ориентации тела в пространстве посредством анализа динамических изменений в нистагменной глазодвигательной активности человека.

Глава 2. Влияние сенсорного фактора «ширина угла обзора» на выраженность иллюзии движения собственного тела.

В ряде исследований, описанных выше (Peterka, 1987; Ebenhotz, 1994; Kim et al., 2010; Authie, 2011), было показано, что движения глаз тесно связаны с переживанием иллюзии движения собственного тела. При этом роль глазодвигательной активности в возникновении векции однозначна не была установлена. Тем не менее в связи с тесным взаимодействием глазодвигательных центров с центрами интеграции зрительных и вестибулярных сигналов, а также по причине наличия одновременных изменений в динамике нистагменной активности и усилении выраженности иллюзии движения собственного тела, параметры движений глаз можно рассматривать как надежный индикатор векции. Немаловажным преимуществом использования айтрекинга при изучении векции является удобство интеграции системы регистрации движений глаз с установкой виртуальной реальности – портативный айтрекинг не стесняет движений испытуемого, не уменьшает угол обзора и не оказывает ощутимого воздействия на кожу головы человека, как например электроды при ЭЭГ. Что в свою очередь не увеличивает силу тактильных ощущений, которые могут оказывать влияние на создаваемый сенсорный конфликт.

Данный эксперимент преследовал две **цели**:

- 1) методическую – разработать методику регистрации движений глаз во время иллюзии движения собственного тела в условиях виртуальной реальности;
- 2) исследовательскую – изучить особенности глазодвигательной активности при переживании иллюзии различной степени выраженности.

Изучение глазодвигательной активности во время переживания иллюзии движения собственного тела требует разработки такого экспериментального дизайна, при котором действие определённых сенсорных факторов приведёт к изменению выраженности иллюзии движения собственного тела, что отразится в изменении параметров движений глаз. Среди установленных сенсорных факторов, имеющих влияние на выраженность векции, наиболее изученным и действенным является фактор ширины угла обзора (Brandt et al., 1973; Andersen et

al., 1985; Howard et al., 1989; Johansson et al., 1977). Показано, что увеличение угла обзора приводит к увеличению выраженности иллюзии, так как большой вклад в возникновение иллюзии вносит периферическая часть зрительного поля.

Гипотезы:

- 1) Различные градации ширины угла обзора, в котором испытуемый наблюдает движущуюся стимуляцию, приведут к различной степени выраженности иллюзии. Наибольшие значения ширины угла обзора будут приводить к максимальной степени выраженности иллюзии векции.
- 2) Изменение степени выраженности иллюзии должно проявиться в таких показателях как количество и длительность фиксаций и морганий, амплитуда саккад, особенностях пространственно-временных траекторий движений глаз.

Были поставлены следующие экспериментальные задачи:

- 1) Разработать адекватную виртуальную среду для инициации иллюзии движения собственного тела в системе виртуальной реальности CAVE;
- 2) Интегрировать систему регистрацию движений глаз в систему виртуальной реальности CAVE;
- 3) Определить параметры движений глаз, связанные с переживанием иллюзии движения собственного тела.
- 4) Провести сравнение глазодвигательных параметров, результатов опросника «Симуляторные расстройства» и самоотчётов испытуемых.

Методика исследования

Испытуемые:

Испытуемыми были 48 студентов Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова различных специальностей в возрасте от 17 до 25 лет (29 женщин и 19 мужчин, средний возраст 21 год). Все испытуемые имели нормальное или скорректированное до нормального зрение, а также не имели органических заболеваний вестибулярного аппарата и травм головного мозга.

Оборудование

Установка виртуальной реальности.

Для демонстрации стимуляции была использована установки виртуальной реальности CAVE-system (CAVE active virtual environment) Barco I-Space производства компании Barco N.V. Установка состоит из четырёх больших плоских квадратных экранов, соединенных в куб без потолка и фронтальной плоскости (рис. 8).



Рис. 8. Испытуемый внутри установки виртуальной реальности CAVE-system.

Длина сторон каждого экрана составляет 2,5 метра. За кубом располагаются четыре проектора Barco Reality 909.3 разрешением 1920x1200 точек на дюйм, каждый из которых проецирует изображение на соответствующий экран. Для создания эффекта объемного изображения используются активные затворные очки CrystalEyes 3 Stereographics, одеваемые на голову испытуемого. Проекторы поочередно проецируют картинки для левого и правого глаза. Очки, соответственно, становятся прозрачными только для того глаза, для которого предназначено изображение. На экраны проецируется деформированное таким образом изображение, чтобы наблюдатель не замечал искажения перспективы и наличия граней куба. Для взаимодействия с окружающими виртуальными объектами, а также для перемещения внутри виртуальной зрительной сцены использовался фластик (трехмерная мышь). Положение очков и фластика внутри CAVE отслеживается системой трекинга A.R.T. GmbH в составе 8 инфракрасных камер ART track 2\C IR по специальным светоотражающим датчикам. Система работает под управлением 5 компьютеров HP Z800: 4 компьютера, рассчитывающие изображения для каждого проектора, и один мастер-компьютер для их синхронизации и обеспечения работы систем трекинга. Изображения основных элементов системы виртуальной реальности CAVE приведены в Приложении №2.

Регистрация движений глаз.

Регистрация глазодвигательной активности осуществлялась с помощью системы айтрекинга SMI Eye Tracking Glasses (рис. 9). Для использования данной системы в установке виртуальной реальности было использовано дополнительное оборудование в составе специальной накладки с затворными стёклами производства Volfoni ActivEye™, а также иммитера для синхронизации работы накладки с проекторами. Синхронизация с системой виртуальной реальности производилась посредством программной среды SMI i-ViewVRPN. Трекинг положения очков осуществлялся с помощью системы трекинга установки виртуальной реальности, так как накладка имеет точки крепления для светоотражающих датчиков, обладающих конфигурацией, аналогичной той, что

используется на стандартных затворных очках системы виртуальной реальности CAVE. Дополнительные изображения системы регистрации движений глаз SMI Eye-tracking glasses, интегрированной в систему виртуальной реальности CAVE во время проведения эксперимента, приведены в Приложении №3.



Рис.9. Система регистрации движений глаз SMI Eye Tracking Glasses

Размер очков системы регистрации движений глаз (ширина, высота, глубина) составляет 178x85x265 мм, и вес 438 г. Отслеживание положения глаз обеспечивается двумя миниатюрными инфракрасными камерами, которые размещены в дужках очков, в то время как третья камера, расположенная по центру (на переносице) ведет запись того, что попадает в поле зрения испытуемого. Полностью автоматическая обработка изображений глаза обеспечивает высокую точность при различных дистанциях, от участника эксперимента до наблюдаемого объекта. Частота записи равна 30 Гц. Система SMI Eye Tracking Glasses подключена с помощью USB- кабеля к ноутбуку, на который передается вся информация о движениях глаз испытуемого и поле зрения испытуемого.

Программное обеспечение

Программное обеспечение для установки виртуальной реальности было создано в специальной среде Virtools 4.0 производства компании 3DVIA Studio Pro (см. Приложение 4). Данная среда представляет собой объектно-ориентированный язык программирования, позволяющий, с помощью заложенных разработчиками скриптов описывать любые действия объектов виртуальной среды и выстраивать их взаимодействие с испытуемыми.

Для обработки движений глаз использовалось программное обеспечение для анализа данных отслеживания глаз BeGaze 3.6 производства компании SensoMotoric Instruments. Основные характеристики данного обеспечения заключаются в том, что происходит автоматическое выполнение специального анализа фиксационных точек, саккад и морганий, а также поддержка анализа данных отслеживания глаз, например размер зрачка, и головы. Возможен показ результатов анализа фиксации взора на различных объектах с помощью «температурных карт». BeGaze обеспечивает автоматическую генерацию множественных зон интереса. При сохранении результатов в базе данных производится их группировка на основе используемого сценария стимуляции, что значительно упрощает групповой анализ результатов (Приложение №5).

Для анализа полученных данных так же использовались программные продукты IBM SPSS Statistics 21 и Mathworks MATLAB 2013a.

Для регистрации степени выраженности иллюзии был применён опросник «Симуляторные расстройства» (Kennedy et al., 1993) (см. Приложение 1).

Стимуляция.

Стимуляция представляла собой 256 синих шаров, движущихся одновременно на чёрном фоне по криволинейной траектории – эллипсовидной с изменением угла наклона (Рис. 10). Шары находились на различном удалении от испытуемого в виртуальном пространстве. Наиболее удалённый шар располагался на расстоянии 10 виртуальных метров от испытуемого. Вращение стимуляции осуществлялось со скоростью 60 угловых градусов в секунду одновременно относительно каждой из осей вращения

Первое условие эксперимента предполагало предъявление стимуляции только в пределах фронтального экрана комнаты виртуальной реальности. Причём все точки территориально занимали лишь центральную часть экрана – угол обзора в этом случае составлял 45° . То есть периферия зрительного поля испытуемого состояла из видимых частей боковых экранов и внешних краёв фронтального экрана. Во втором условии стимуляция занимала весь фронтальный экран полностью – угол обзора составлял 90° . Соответственно на периферии находились лишь части боковых экранов. В третьем варианте предъявляемая стимуляция заполняла всё зрительное поле испытуемого – угол обзора составлял 180° , то есть фронтальный экран и боковые экраны до их середины.



Рис. 10. Схематические изображения стимуляции, предъявляемой в трёх условиях эксперимента в установке виртуальной реальности CAVE-system

Процедура.

Эксперимент состоял из 3 последовательных предъявлений различных условий стимуляции (последовательное увеличение ширины угла обзора от 45° до 180°). Во всех из них испытуемый стоял в центре комнаты виртуальной реальности и наблюдал стимуляцию в течение 2 минут. Данное время было выбрано не случайно и является наиболее оптимальным с точки зрения соотношения количество получаемых данных/вызванное чувство дискомфорта. Инструкция заключалась в том, чтобы смотреть на мигающую жёлто-красную фиксационную точку на плоскости фронтального экрана, размеры которой были равны размерам кругов в каждом условии. Последовательность предъявления

условий была одинакова для всех испытуемых – от минимального объёма периферической информации к максимальному. После каждого наблюдения испытуемый заполнял опросник и имел возможность отдохнуть в течение 5 мин. Фиксированная последовательность предъявления условий для всех испытуемых была продиктована тем, что ощущаемый дискомфорт имеет накопительное свойство. Поэтому, чтобы при наблюдении следующей стимуляции все испытуемые находились в равных условиях накопления дискомфорта, последовательность не менялась. Во время наблюдения стимуляции в течение каждого условия эксперимента регистрировались движения глаз испытуемого. Таким образом, в эксперименте была использована одна независимая переменная («ширина угла обзора»), имеющая три уровня – 45°, 90°, 180°.

Экспериментальные данные представляли собой заполненные опросники (зависимая переменная «Общий балл», данные самоотчётов испытуемых, результаты записи движений глаз – количество фиксаций и морганий, их длительность, а так же амплитуды саккад, «сырые данные», содержащие значения координат позиции взгляда).

Результаты эксперимента №1.

Параметры глазодвигательной активности

Статистическая обработка данных методом однофакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями показала значимое влияние фактора ширины угла обзора на зависимые переменные ($F(12)=8,493$, $p=0,001$). Для значений зависимых переменных «длительность фиксаций» и «общий балл опросника» была произведена корректировка степеней свободы по критерию Гринхауз-Гайссера, поскольку проверка по критерию сферичности Моучли показала значимые результаты для данных показателей. Детальный анализ воздействия фактора на зависимые переменные показал, что значимое влияние фиксируется только на переменную «Общий балл опросника» ($F(2)=6,652$, $p=0,002$), около 53% дисперсии данных объясняется действием фактора «ширина угла обзора»

(Таблица №1). Средние значения по другим показателям значимо не отличаются (рис. 11, рис.12, рис.13, рис.14, рис.15).

То есть такие макропоказатели движений глаз, как количество фиксаций и морганий, их длительность, а также амплитуды саккад не различались у испытуемых во время наблюдения стимуляции с различными значениями ширины угла обзора.

Таблица №1. Влияние фактора «ширина угла обзора» на отдельные переменные.

Переменная	Количество степеней свободы	F	Уровень значимости	Частная Эта в квадрате
Количество фиксаций	2	0,492	0,613	0,010
Количество морганий	2	0,642	0,529	0,013
Длительность фиксаций	2	2,661	0,075	0,054
Длительность морганий	2	0,239	0,715	0,008
Амплитуда саккад	2	1,462	0,237	0,030
Общий балл по опроснику	2	6,652	0,002	0,527

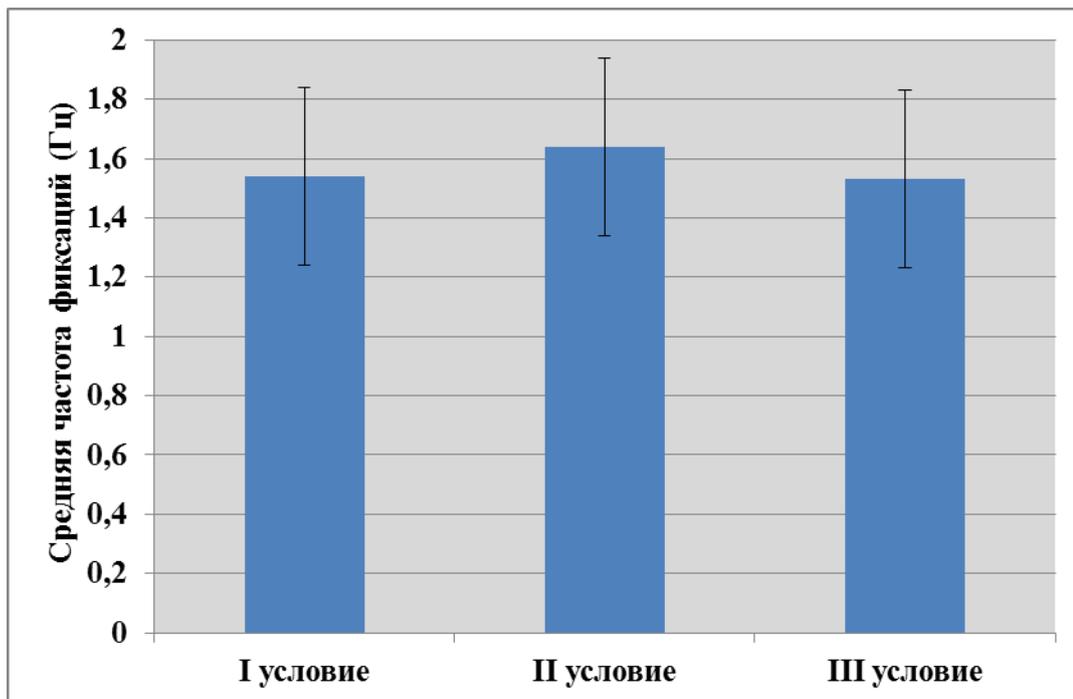


Рис. 11. Средние частоты фиксации (Гц).

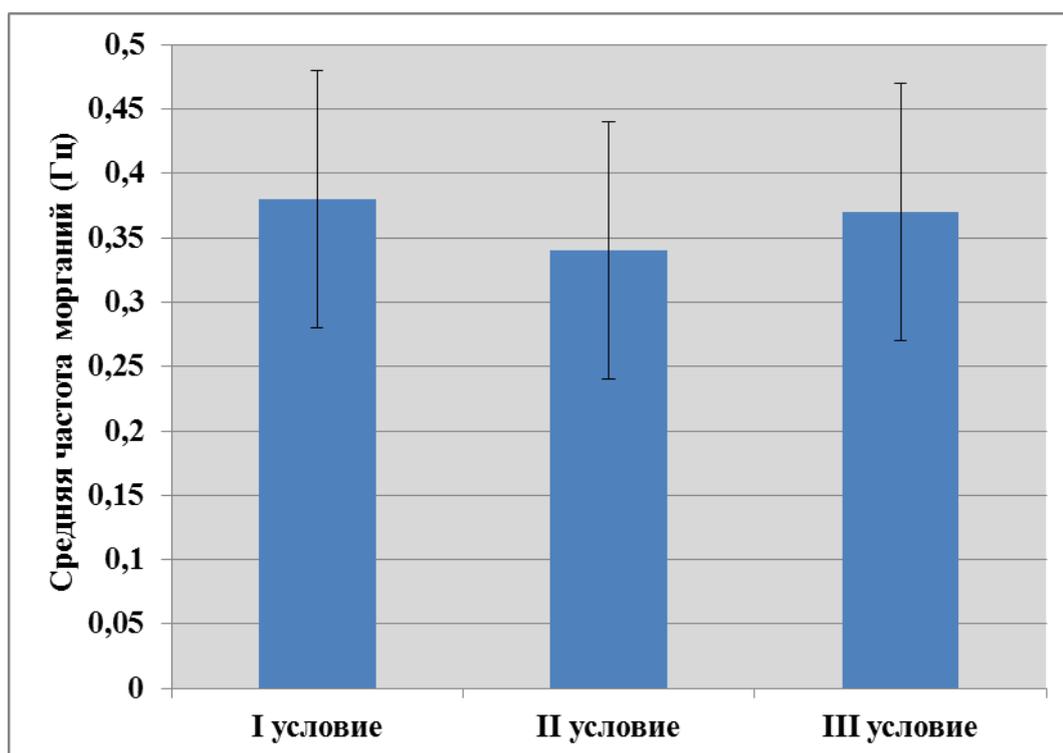


Рис. 12. Средние частоты морганий (Гц).

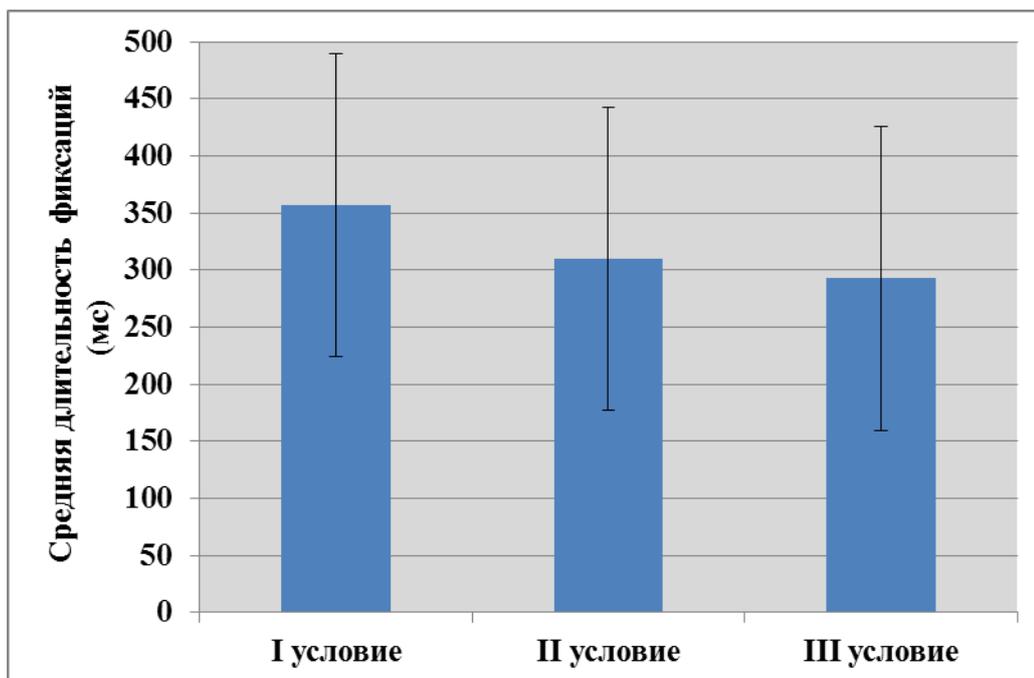


Рис. 13. Средние длительности фиксации (мс).

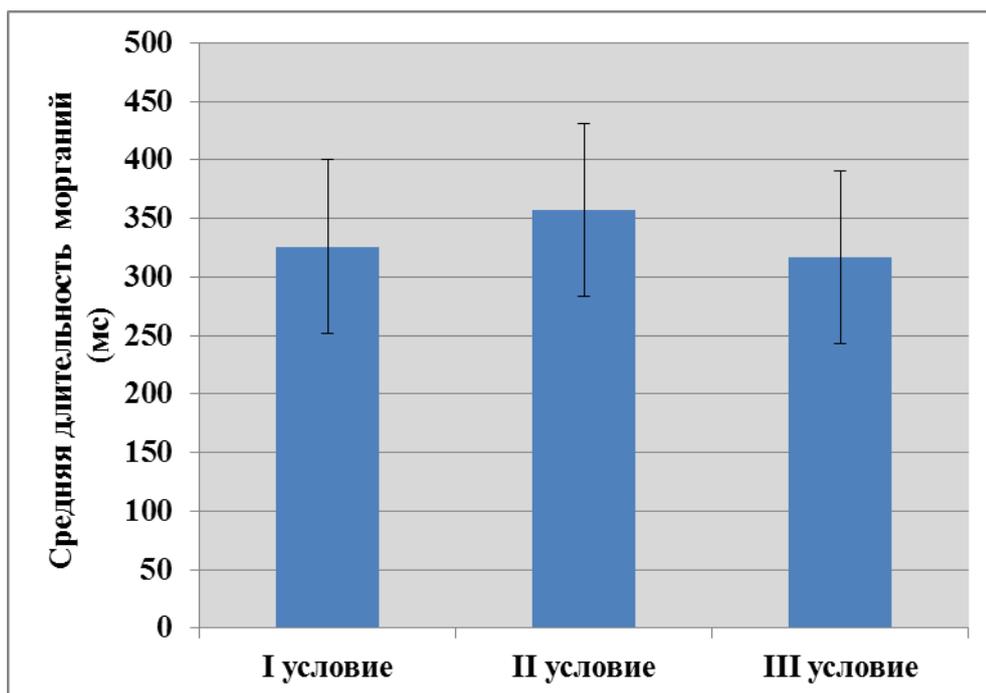


Рис. 14. Средние длительности морганий (мс).

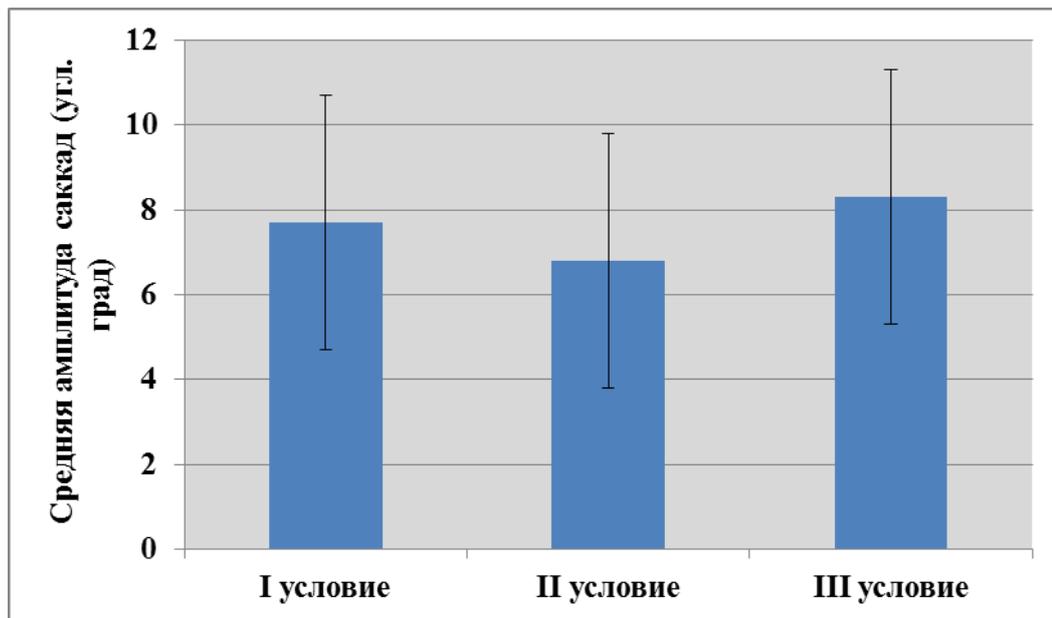


Рис. 15. Средние амплитуды саккад (угл. град)

Оценки выраженности иллюзии векции, полученные по опроснику «Симуляторные расстройства»

Средние значения общего балла, полученные по опроснику «Симуляторные расстройства», в разных условиях значимо отличаются между собой (рис. 16). Результаты сравнений по критерию t-Стьюдента представлены в приложении №7. Наиболее действенным с точки зрения вызываемой степени дискомфорта и интенсивности выраженности иллюзии оказалось третье условие, в течение которого испытуемые наблюдали движение стимуляции с шириной угла обзора в 180 градусов.

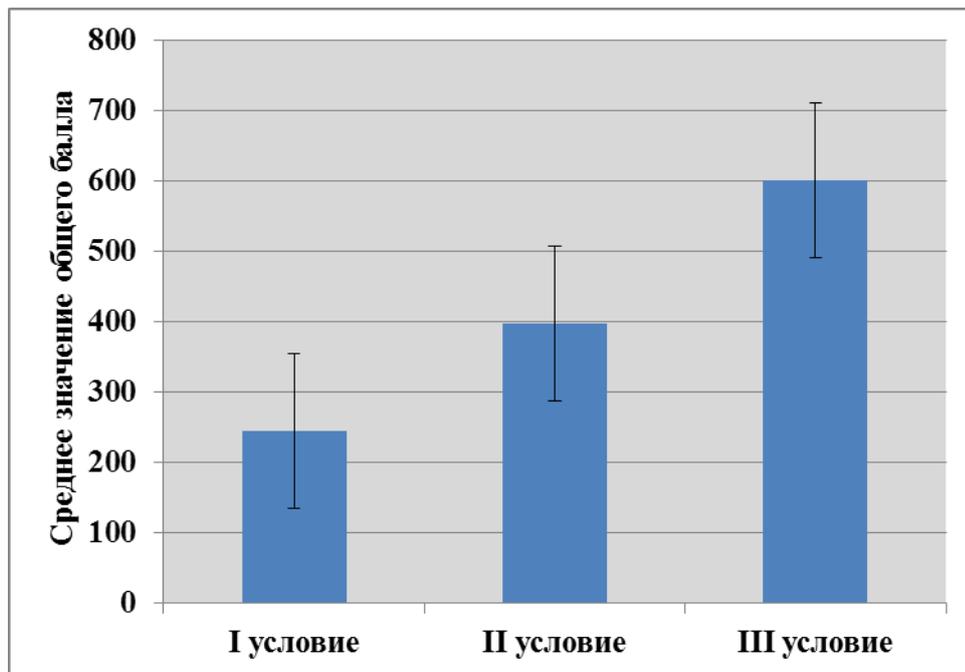


Рис. 16. Общие баллы по опроснику «Симуляторные расстройства».

Детальный анализ значений, полученных по отдельным шкалам опросника, обнаружил наибольшие различия в глазодвигательной шкале и шкале дезориентации (Таблица №2) для третьего условия по сравнению с остальными. Для первого и второго условия наибольшее значение имеет именно глазодвигательная шкала.

Таблица №2. Средние значения факторов опросника «Симуляторные расстройства»

№ условия	Шкала тошноты	Глазодвигательная шкала	Шкала дезориентации
I	1,619048	4,047619	3,238095
II	1,945539	4,1795330	3,584026
III	2,571429	5,238095	5,380952

Временное распределения локализации взгляда

Поскольку значимых различий в макропоказателях движений глаз обнаружено не было, то для детального анализа глазодвигательной активности применялся метод построения и обработки траекторий движений глаз. Для того, чтобы

оценить по какой из осей пространства могут быть обнаружены наибольшие различия в пространственно-временных траекториях движений глаз, вначале был применён метод анализа временной локализации взгляда в зрительной сцене. Для этого видимое поле испытуемого было разделено в программе ВеGaze 3.6 на 64 ячейки одинакового размера, что позволило оценить время нахождения взгляда в каждой ячейке.

Положение фиксационной точки соответствует ячейке D3. Оказалось, что в первом условии взгляд испытуемых находился в этой зоне значительно дольше, чем во втором и значительно дольше, чем в третьем (на 37 с и 42 с соответственно). При этом суммарное время нахождения взгляда в близлежащих зонах к D3 - C2, D2, E2, E3, E4, D4, C4, C3 – наоборот увеличивалось от первого условия к третьему (разница в 25 с между первым и вторым условием и в 7 с между вторым и третьим условием) (Таблица №3).

Таблица №3. Сравнения времён нахождения взгляда в разных ячейках по t-критерию Стьюдента (* - $p < 0,01$)

		Среднее время нахождения взгляда в D3 (с)	t	Среднее время нахождения взгляда в близлежащих ячейках (с)	t
Пара I и II	I	89,57	43,592*	11,22	36,241*
	II	52,51		36,86	
Пара II и III	II	52,51	14,422	36,86	17,384
	III	47,55		44,20	

На рис.17, рис.18 и рис.19 представлены «тепловые карты» распределения среднего времени нахождения взгляда в регионах зрительного поля. Чем краснее область – тем дольше в ней находился взгляд испытуемого. «Тепловые карты» показывают, что перемещения взгляда происходили в основном относительно вертикальной оси координат. Из данных «тепловых карт» видно, что в третьем условии взгляд испытуемых значительно меньше находился в области

зрительного поля, соответствующей положению фиксации точки. Заметно значительное увеличение доли нахождения взгляда в ячейке С4, диагонально расположенной относительно фиксации точки. Это связано с тем, что поскольку стимуляция перемещалась вокруг испытуемого по сложной эллипсовидной траектории, то слежение взглядом за стимулом происходило не в строгих направлениях вертикали и горизонтали.

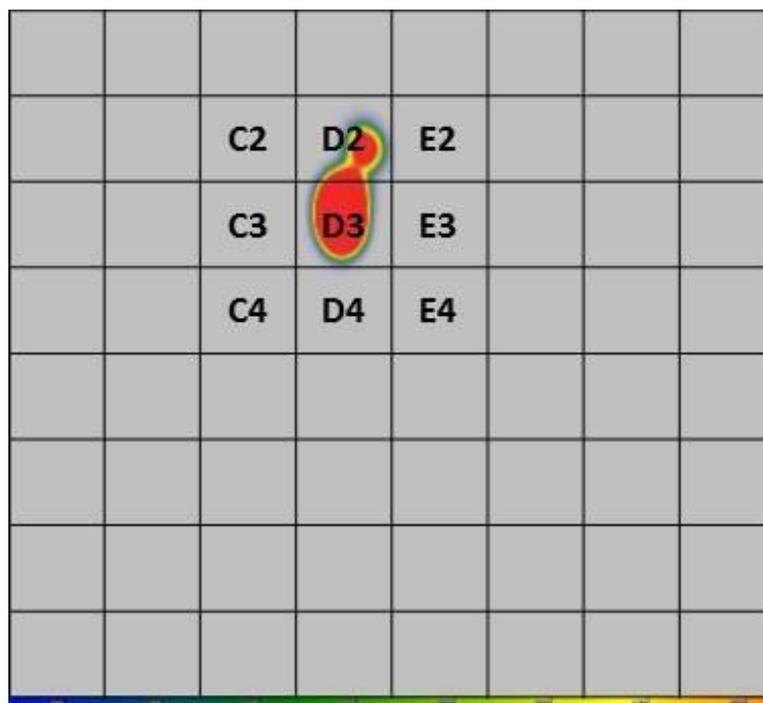


Рис.17 «Тепловая карта» временного распределение локализации взгляда испытуемых при наблюдении стимуляции в первом условии эксперимента (Ширина угла обзора – 45°).

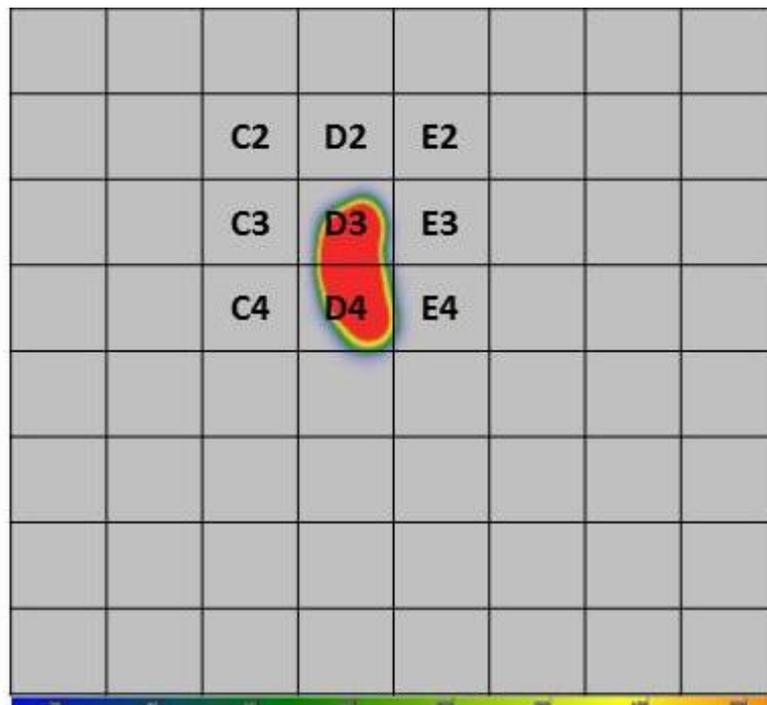


Рис.18 «Тепловая карта» временного распределение локализации взгляда испытуемых при наблюдении стимуляции во втором условии эксперимента (Ширина угла обзора – 90°).

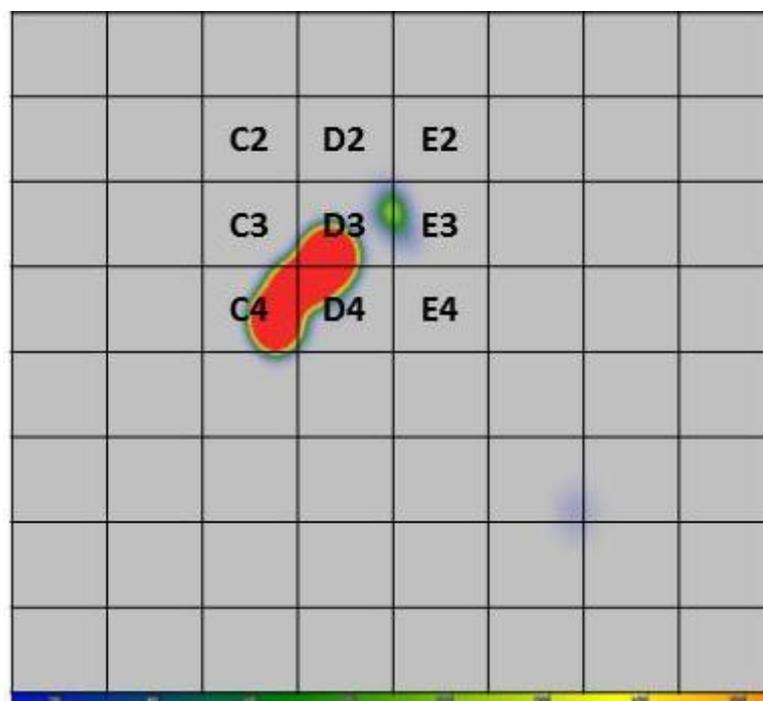


Рис.19 «Тепловая карта» временного распределение локализации взгляда испытуемых при наблюдении стимуляции в первом условии эксперимента(Ширина угла обзора – 180°).

Пространственно-временные траектории движений глаз

С целью детального анализа характера движений глаз испытуемых были построены траектории изменения положения взгляда для всех участников эксперимента в течение всех условий предъявления стимуляции (144 графика). То есть был применён метод микроструктурного анализа глазодвигательной активности. Поскольку с помощью анализа «тепловых карт» времени нахождения взгляда в различных регионах зрительного поля было определено, что наиболее частые смещения взгляда происходили по вертикали, то и траектории движений глаз – сканпасы (от англ. scan-path) – также были построены как результат зависимости изменения положения взгляда по вертикали от времени. Тогда ось абсцисс – время (мин), цена делений указана на графиках и варьируется для наглядности, ось ординат – координата взгляда по оси у, измеряется в пикселях камеры, цена делений – 20 пикселей, соответствуют $8,7^\circ$ (рис. 20).

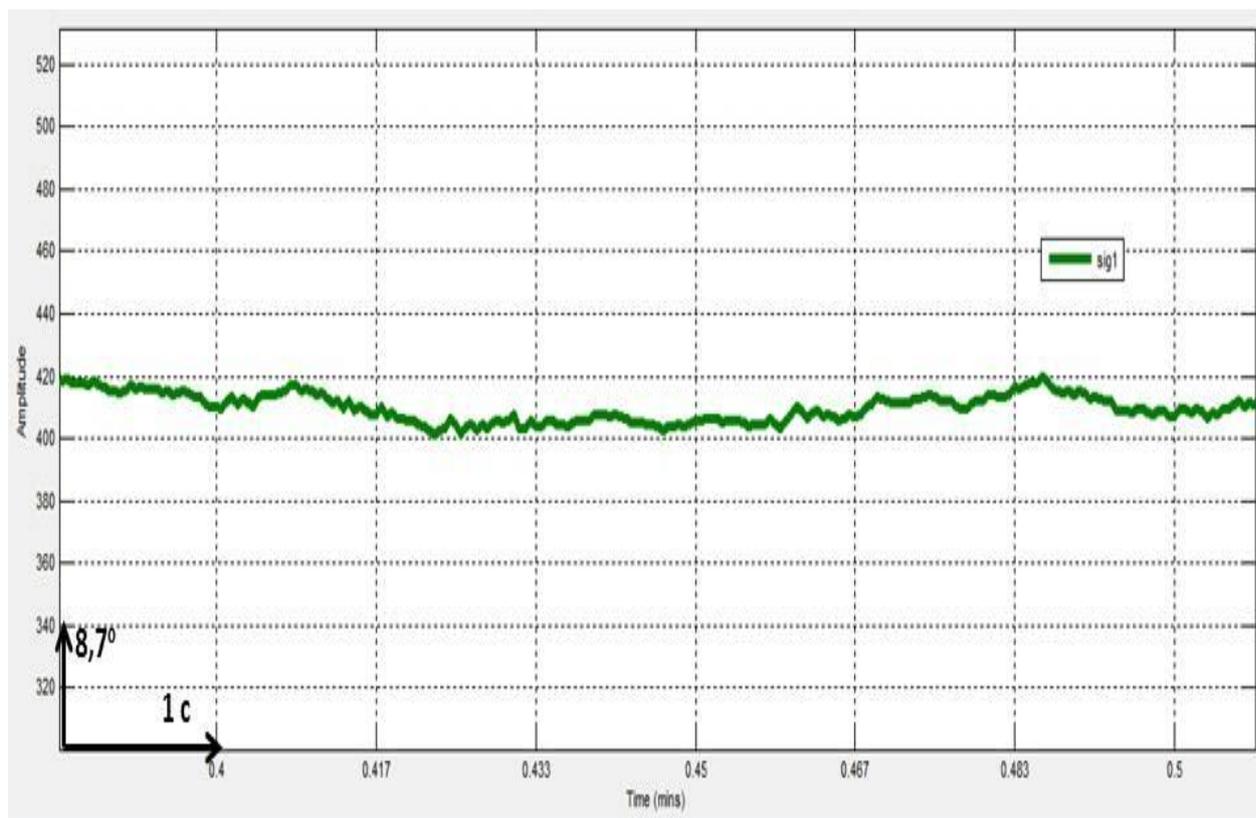


Рис 20. Пример траектории движения взгляда испытуемого №14 в течение первого условия эксперимента.

На рис. 20 представлен пример траектории изменения положения взгляда по вертикали от времени. Для первого условия были получены схожие графики траекторий для всех испытуемых. Качественный анализ показывает, что положение взгляда колеблется в «коридоре» $4,3^\circ$, при этом присутствует лишь низкоамплитудная глазодвигательная активность (в среднем $1-1,5^\circ$), которая соответствует движениям глаз при фиксации точки наблюдения. Нистагменные движения не выделяются, чётко выражены моргания, происходящие чаще по сравнению с обычными условиями наблюдения за движущимся объектом: 34 раза за 2 мин по сравнению в среднем с 15 в условиях обычной фиксации точки на фоне статичного стимула (Гиппенрейтер, 1973). При этом, как было выявлено с помощью дисперсионного анализа, количество морганий в первом условии значимо не отличается с количествами морганий во втором и третьем условии.

Под воздействием стимуляции в течение второго условия выделяются нистагменные движения глаз – возникает оптокинетический нистагм (ОКН) (рис. 21). Красным пунктиром на рисунке выделены примеры профилей ОКН. В данном случае речь идёт именно о физиологическом ОКН, а не о фиксационном ОКН, несмотря на задачу испытуемого фиксировать взгляд на точке, так как длительность медленной фазы составила в среднем 3 с, а амплитуда медленной фазы составила в среднем 9° . После нескольких ударов нистагма возникает череда морганий. Таким образом, в профилях выделяются характерные комплексы движений глаз, состоящие из нескольких фаз ОКН и цикла морганий. В среднем такие комплексы в течение 2 минут возникают 4-5 раз и длятся не более 7 с. В остальное время испытуемый уверенно удерживает взгляд на точке фиксации.

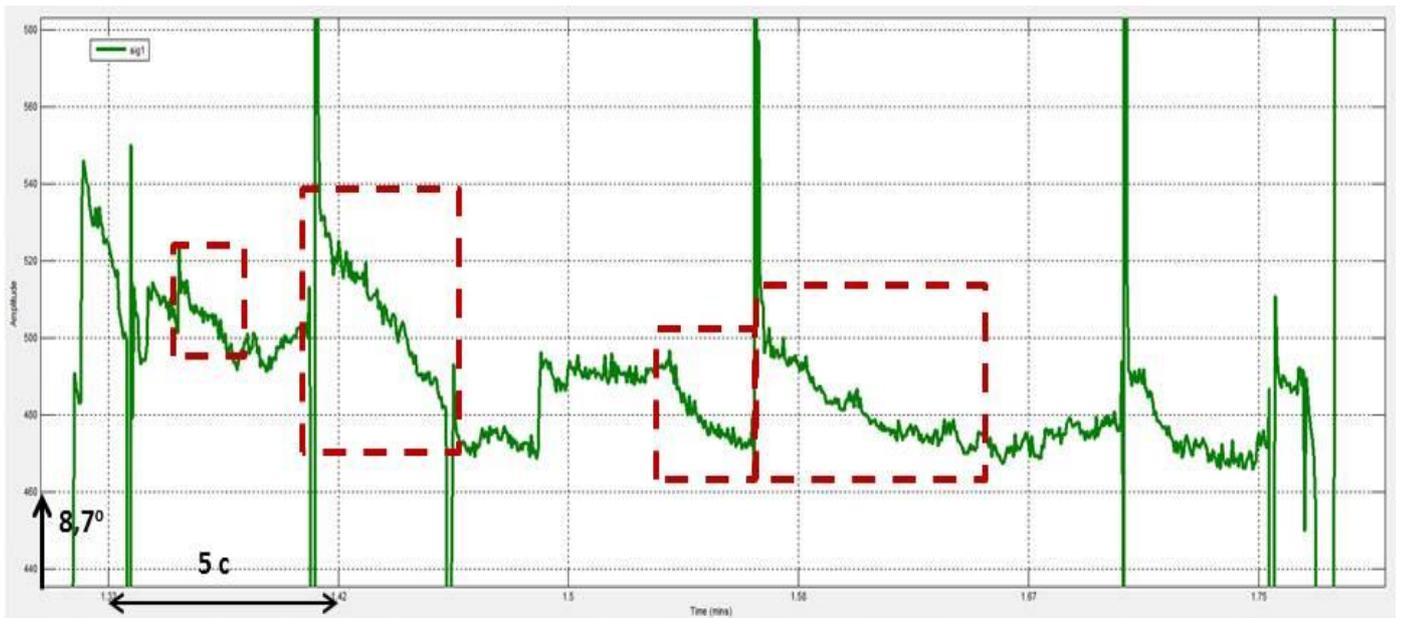


Рис. 21. Пример траектории движения взгляда испытуемого №22 в течение второго условия эксперимента.

Качественный анализ траекторий движений глаз при наблюдении стимуляции в течение третьего условия позволил выделить характерные для этого условия особенности движений глаз. Во-первых, выделяются движения глаз нистагменного типа, свидетельствующие о наличии ОКН (Рис. 22). Красным пунктиром на рисунке выделены комплексы, обладающие характерным профилем медленной фазы нистагма и высокоамплитудных движений глаз. Однако профиль этих движений отличается от того, который присутствовал во втором условии (рис. 21). Амплитуда и длительность циклов нистагма в целом остаются такими же, как и в предыдущем условии – в среднем 3 с и 9° соответственно. При этом форма медленной фазы изменяется – вместо гладкого следящего движения в ней появляются смещения различной амплитуды. После окончания быстрой фазы наступает не только цикл морганий, как было во втором условии, но и целый комплекс высокоамплитудных (до 17°) и высокочастотных (до 10 Гц) движений, которые могли длиться в течение 2-3 с. Стоит отметить, что не все удары нистагма оканчиваются такого рода движениями глаза, присутствуют также и гладкие формы нистагменных движений.

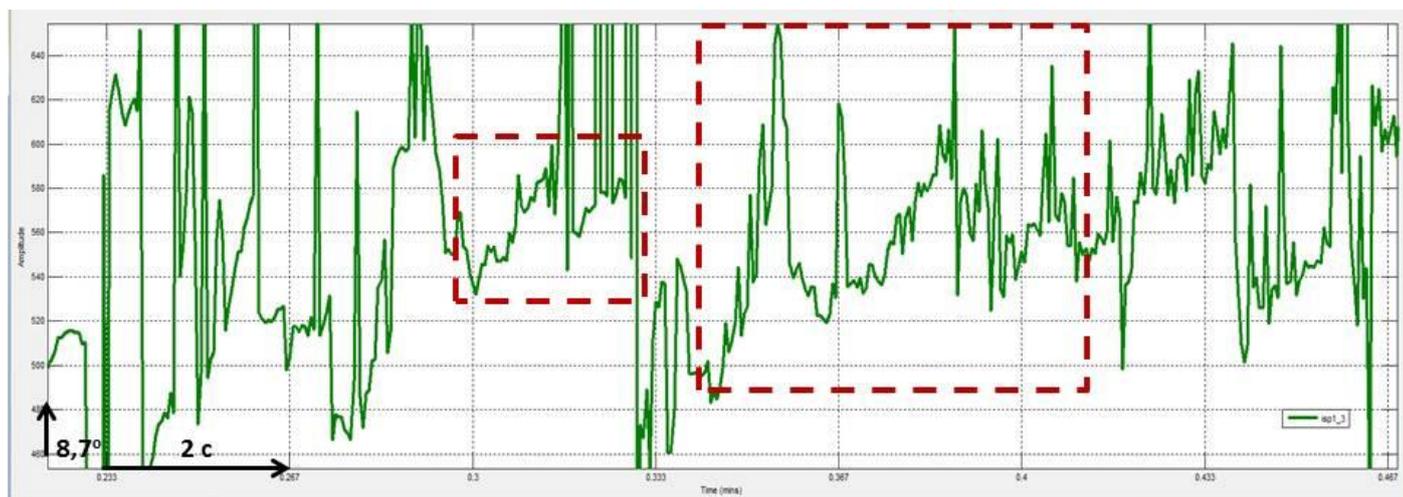


Рис. 22. Пример траектории движения взгляда испытуемого №17 в течение третьего условия.

Обсуждение результатов эксперимента №1

Основным результатом данного эксперимента является отсутствие значимого влияния фактора «ширина угла обзора» на глазодвигательные макропоказатели – количество и длительность фиксаций и морганий, амплитуда саккад. То есть на первый взгляд в среднем характер глазодвигательной активности при наблюдении испытуемыми стимуляции во всех трёх условиях не отличается. Однако, установлено значимое влияние фактора «ширина угла обзора» на переменную «общий балл опросника». К тому же этот факт подтверждается и субъективными отчётами испытуемых. Участники эксперимента единогласно признают 3 условие наиболее действенным: именно в этом условии, по их словам, они чаще и сильнее испытывали иллюзию движения собственного тела. Следовательно, на основании результатов опросника можно заключить, что гипотеза о наибольшем влиянии значений ширины угла обзора, в котором движущаяся стимуляция занимает наибольшую часть поля зрения испытуемых (180°), подтвердилась. Этот результат согласуется с результатом ряда исследователей, считающих данный фактор одним из определяющих выраженность векции и степень сенсорного конфликта (Brandt et al., 1973, McCauley & Sharkey, 1992). В то же время, полученный результат противоречит гипотезе внутрианализаторного конфликта, согласно которой к сенсорному

конфликту и возникновению иллюзии движения собственного тела приводит появление рассогласования между информацией внутри одной модальности (Китаев-Смык, 2009). Например, такой эффект возникает при равномерном вращении человека вокруг оси, отличной от вертикальной. В этом случае внутри вестибулярного анализатора возникает несоответствие между сигналами от отолитового аппарата и полукружных каналов. В проведённом эксперименте наиболее благоприятная ситуация для возникновения внутрианализаторного конфликта в зрительной системе – это условие предъявление стимула при ширине угла обзора в 45° . Данное условие характеризуется наличием в зрительном поле одновременно равнозначных по площади движущейся (центральная часть зрительного поля) и статичной (периферическая часть зрительного поля) частей. Согласно гипотезе внутрианализаторного конфликта одновременная детекция зрительной системой движения окружающей среды и её неподвижности порождает сенсорный конфликт внутри зрительной системы, что приводит к сильно выраженному сенсорному конфликту высокого межмодального уровня. В результате именно второе условие должно было бы приводить к возникновению иллюзии наибольшей выраженности. Тем не менее, наиболее действенным оказывается третье, а не второе условие видимо по той причине, что во втором условии подвижной была центральная, а не периферическая часть зрительного поля, в результате чего внутрианализаторный конфликт не возникал. Такое объяснение с одной стороны подтверждается фактами о важности именно периферической части зрительного поля в восприятии движения (Николс, 2003) и возникновении иллюзии движения собственного тела (Andersen & Braunstein, 1985; Keshavarz et al., 2011). А с другой стороны результатами эксперимента Б. Кешаварца, обнаружившего наибольшую амплитуду затылочного N2 потенциала при предъявлении на широкоформатном экране стимуляции с движущейся периферией при статичной центральной части по сравнению со стимулом с неподвижной периферией и движущейся центральной областью (Keshavarz et al., 2014).

Результаты, полученные по опроснику «Симуляторные расстройства» свидетельствуют о том, что у испытуемых возникают наибольшие трудности именно в глазодвигательной сфере (преобладающие значения по глазодвигательному фактору) в первом и втором условии, но к третьему условию увеличивается вклад фактора дезориентации. Можно предположить, что сложности в концентрации взгляда на точке фиксации и напряжение, возникающее в глазных мышцах, появляются из-за сложности выполнения задачи фиксирования взглядом неподвижного объекта на фоне движущихся объектов, занимающих значительную часть зрительного поля. То есть сам факт наблюдения стимуляции в условиях виртуальной реальности уже требует определённых усилий от испытуемого. Свой вклад вносит и развивающийся сенсорный конфликт, приводящий к возникновению иллюзии движения собственного тела. Однако увеличение степени дезориентации в третьем условии при величине ширины угла обзора в 180° свидетельствует уже не о сложностях в выполнении задачи фиксации взгляда на объекте, но о появлении нарушений пространственной ориентации испытуемого. Наибольшая выраженность иллюзии в этом случае является индикатором того, что работа вестибулярной функции оказывается нарушенной настолько, что человек становится неспособен адекватно оценивать своё пространственное положение. Таким образом, результаты данного эксперимента согласуются с полученными многократно данными о том, что максимальная выраженность векции сопутствует возникновению субъективных дискомфортных ощущений в виде потери пространственной ориентации и наличия или отсутствия перемещения собственного тела (Palmisano et al., 2015; Seno et al., 2010; Hettlinger et al., 1978; Keshavarz et al., 2011).

Анализ «тепловых карт» временного распределения нахождения взгляда, показал, что от первого к третьему условию время нахождения взгляда в области зрительного поля, соответствующей фиксационной точке, уменьшается, а суммарное время нахождения в соседних с ней областях, напротив, увеличивается. Этот результат означает тот факт, что по мере увеличения ширины

угла обзора, испытуемому всё сложнее становится фиксировать взглядом точку, что подтверждается увеличением значений глагодвигательного фактора опросника «Симуляторные расстройства». Из неврологических исследований известно, что потеря устойчивой фиксации взглядом точки является индикатором различных нарушений, в первую очередь связанных с нарушением работы глагодвигательного центра среднего мозга (Кутина, 2012). С другой стороны в условиях фиксации взглядом точки, за которой предьявляется движущийся фон, причиной ухудшения устойчивости фиксации является фиксационный ОКН, который при длительном удержании фиксации может трансформироваться в физиологический ОКН (Парфёнов и др., 2010). Появление ОКН является причиной работы низкоуровневого подкоркового нистагмогенного центра, и увеличение ширины угла обзора приводит к учащению нистагменных ударов без учёта наличия или отсутствия сенсорного конфликта (Тер-Браак, 1955). Таким образом, само по себе увеличение доли нистагменных движений нельзя считать критерием оценки выраженности иллюзии векции, как и критерием момента возникновения векции. Было высказано предположение, что появление нистагма может носить нерегулярный характер, что подтверждается отсутствием значимых различий в макропоказателях движений глаз. Поэтому важно не само по себе появление нистагменных движений, а анализ их профилей, который может показать качественное своеобразие ОКН при различных величинах угла обзора.

Для проверки данного предположения был предпринят микроструктурный анализ пространственно-временных траекторий движений глаз испытуемых, благодаря которому удалось обнаружить качественные различия в профилях нистагменных движений глаз.

Действительно, в течение первого условия чёткие нистагменные движения глаз не обнаруживаются, имеет место низкоамплитудная активность, перемежающаяся с большим количеством морганий. Значит, испытуемые в целом успешно фиксировали взгляд на фиксационной точке, и центры произвольной фиксации взгляда оказывали достаточное влияние для подавления подкоркового нистагмогенного центра. Возникающее большое количество морганий по-

видимому связано с тем, что в условиях виртуальной реальности при наблюдении объёмной движущейся стимуляции с углом обзора в 45° и выполнении задачи фиксации взглядом неподвижной точки происходит утомление глаз испытуемых, что подтверждается высокими значениями глазоподвижного фактора опросника «Симуляторные расстройства».

В течение второго условия в траекториях появились паттерны, по своим характеристикам удовлетворяющие профилям ОКН. У них имелись длинные медленные фазы, заканчивающиеся коротким и быстрым ударом. Стоит отметить, что нистагменные движения отмечались нерегулярно в различные моменты времени у разных испытуемых. Ещё одной особенностью является то, что нистагменные паттерны существовали только в связанном виде с морганиями – 2-3 цикла нистагма, заканчивающиеся морганием. Они возникали 4-5 раз за время наблюдения стимуляции, что хорошо согласуется с количеством моментов возникновения векции, указанных испытуемыми в самоотчётах. Кроме того, участники эксперимента отмечали второе условие как более действенное по сравнению с первым с точки зрения инициации иллюзии. А значения общего балла опросника «Симуляторные расстройства» для второго условия были так же выше, чем для первого. Можно констатировать, что увеличение угла обзора от 45° до 90° привело к трудностям в выполнении задачи устойчивой фиксации взглядом неподвижного объекта на фоне других движущихся объектов в виртуальной среде. Это произошло по той причине, что увеличившийся объём движущегося зрительного поля воспринимался как более сильнодействующий стимул, что провоцировало включение механизма «автоматического» прослеживания взглядом движущегося объекта с целью стабилизации изображения шаров на сетчатке. Центры такой произвольной фиксации расположены в затылочных отделах зрительной коры (17, 18, 19 поля по Бродману). При этом удержание взгляда на фиксационной точке обеспечивается работой центра произвольной фиксации – в лобной доле (поле 8 по Бродману) (Бинг & Брюкнер, 1969). В результате, в данном эксперименте была создана

конфликтная ситуация между этими механизмами, по итогам которой у испытуемых развивался ОКН.

Однако, профили траекторий движений глаз, полученные во втором условии эксперимента не соответствуют гипотезе о том, как должна реализовываться глазодвигательная активность в ситуации, провоцирующей возникновение ОКН. В результате конкуренции центров произвольной и непроизвольной фиксации взгляд человека либо удерживается на точке фиксации, либо, в результате возникновения ОКН, продолжает проследивать движения фона. Во втором условии наблюдается иной сценарий реализации глазодвигательной активности. Несколько циклов ОКН сменяются морганиями, образуя комплексы, которые повторяются в течение 2 минут наблюдения за движением стимула. Появление морганий, по-видимому, связано не только с необходимостью редукции глазного утомления, но с необходимостью стабилизации пространственной ориентации. В результате наблюдения за движущимся стимулом в условиях виртуальной реальности возникающий сенсорный конфликт оказывается настолько сильным, что требуется использование механизмов сенсорной перенормировки. Тот факт, что ряд следующих друг за другом быстрых морганий возникает именно после нескольких циклов ОКН, согласуется с гипотезой Ш. Эбенгольца о связи нистагма и иллюзии движения собственного тела. Тем не менее, в то время как Ш. Эбенголец считает, что нистагм и есть причина возникновения иллюзии (Ebenhotz et al., 1994), результаты настоящего эксперимента говорят об использовании ОКН в качестве механизма, обеспечивающего работу системы определения положения и ориентации тела в пространстве. Само по себе возникновение ОКН есть подавление центра произвольной фиксации, что приводит к нарушению выполнения экспериментальной задачи. Поэтому работу вестибулярной функции следует рассматривать как фоновый процесс по отношению к процессу выполнения фиксации взгляда на точке.

Данное предположение подтверждается результатами регистрации движений глаз в третьем условии эксперимента. В профилях пространственно-

временных траекторий также наблюдается ОКН, однако имеет место характерная «изрезанность» медленных фаз – появляются смещения, происходящие в течение медленной фазы, а быстрая фаза может быть разделена двумя саккадами. То есть в этом случае имеет место нарушение в реализации нистагменной активности, что приводит к нарушению в работе вестибулярной функции. Сходные эффекты возникают в глазодвигательной активности космонавтов в условиях микрогравитации на орбите. В результате невозможности корректной работы отолитового органа у космонавтов возникает сенсорный конфликт. При этом при выполнении ими саккады для перевода взгляда с одного прибора на другой вместо одного саккадического движения глаз совершает несколько саккад меньшей амплитуды (Kornilova et al., 2007).

Ещё одно кардинальное отличие от второго условия связано с появлением высокоамплитудных и высокочастотных саккадических комплексов, которыми оканчиваются связки нистагменных циклов. То есть имеет место нарушение в работе механизма произвольной фиксации, обеспечивающего слежение за движущейся стимуляцией. Такое нарушение имеет следующее объяснение – увеличение силы воздействия зрительной стимуляции (увеличение ширины угла обзора до 180°) приводит к ещё большему, чем во втором условии, сенсорному конфликту, что в результате приводит к нарушению работы вестибулярной функции высокой степени. При этом страдает не только выполнение произвольных (фиксация взгляда на точке), но и произвольных реакций испытуемого (ОКН), призванных стабилизировать сетчаточное изображение с целью редукции сенсорного конфликта. При этом испытуемыми отмечается максимальная выраженность иллюзии движения собственного тела. То есть возникновение иллюзии большей интенсивности, чем во втором условии, сопровождается появлением нарушений в реализации ОКН, о чём свидетельствовали изменения в профилях медленных фаз – появились характерные смещения взгляда во время выполнения медленной фазы. Комплексы длительных высокоамплитудных движений и морганий тогда можно расценивать как включение механизма компенсации возникшей вестибулярной

дисфункции путём прерывания наблюдения движущегося виртуального пространства – выполнения сенсорной перенормировки. В пользу данного предположения выступает и тот факт, что после реализации такого комплекса наступает непродолжительный период устойчивой фиксации взглядом неподвижной точки.

Таким образом, изменения в глазодвигательной активности испытуемых в течение условий эксперимента можно интерпретировать следующим образом. В первом условии интенсивность воздействия стимуляции является незначительной, поэтому испытуемые успешно выполняли задачу фиксации неподвижной точки взглядом. У них развивалось утомление глазных мышц, однако потери ориентации в пространстве не происходило, и вестибулярная функция работала стабильно, не детектируя наличие сенсорного конфликта. Во втором условии увеличение ширины угла обзора приводило к увеличению степени сенсорного конфликта, и для стабильной работы вестибулярной функции появлялся ОКН, призванный стабилизировать изображение синих кругов на сетчатке. При этом нарушалось выполнение задачи фиксации неподвижной точки. Циклы ОКН заканчивались чередой морганий, поскольку развивалось утомление глазных мышц в силу слежения за объектами по сложной траектории, и для стабилизации положения наблюдателя применялся механизм сенсорной перенормировки. В результате недостаточной эффективности использования ОКН возникала иллюзия движения собственного тела, то есть имело место нарушение в работе системы определения положения и ориентации тела в пространстве. В течение третьего условия максимальное значение ширины угла обзора приводило к высокой интенсивности сенсорного конфликта. В этих условиях, обычная реализация ОКН становилась невозможной, о чём свидетельствуют нарушения медленных фаз. Реализация нарушенной формы нистагма оказывалась неэффективной, в результате чего нарушалась работа вестибулярной функции, возникала векция с высокой степенью выраженности, и для стабильного определения положения тела использовались крайние глазодвигательные механизмы сенсорной перенормировки – комплексы высокоамплитудных саккад и морганий. Сходные

паттерны глазодвигательной активности наблюдаются у космонавтов во время сенсорного конфликта при погружении в состояние «невесомости» при помощи тренажеров или во время параболического полёта. В этих случаях, возникает кинетоз, симптомокомплекс которого включает тошноту, головокружение и потерю ориентации в пространстве (Grabyciel et al., 1960; Горгиладзе и др., 1990). При кинетозе для редукции сенсорного конфликта также используются высокоамплитудные компенсаторные стабилизирующие движения глаз (Вожжова и др., 1964). Как отмечает А. Грейбил, они возникают при кинетозе третьего порядка, который в свою очередь характеризуется нарушением поведенческих реакций (Grabyciel et al., 1960). При ширине угла обзора в 180° выполнение задачи фиксации на объекте также было нарушено, поэтому можно заключить, что кинетоз при физическом перемещении тела и симптомы, возникающие в условиях виртуальной реальности, имеют сходную природу, заключенную в нарушении работы вестибулярной функции в целом.

Также важно отметить большую вариативность глазодвигательных реакций между испытуемыми. Известно, что степень, в которой окуломоторные характеристики отличаются у разных испытуемых, может зависеть от двух факторов. С одной стороны влияние на разброс характеристик оказывают экзогенные факторы – сами параметры зрительного стимула, условия предъявления стимуляции. Испытуемые могут иметь разные паттерны реагирования на одни и те же физические характеристики стимула. Например, наиболее яркими примерами являются различия в саккадических движениях при решении комплексных зрительных задач – чтении и рассматривании изображений (Yarbus, 1967; Rayner, 1998). Фиксация взгляда на неподвижном объекте на фоне множества движущихся объектов сама по себе представляет собой достаточно сложную задачу. Об этом свидетельствуют высокие оценки глазодвигательного фактора опросника «Симуляторные расстройства». С другой стороны, испытуемые различаются с точки зрения нейронного субстрата, обеспечивающего глазодвигательную активность. Например, было показано, что способность человека генерировать саккадические движения глаз в сторону,

противоположную движению зрительного стимула, зависит от степени развития функции торможения в префронтальной коре (Guitton et al., 1982). Так испытуемые, имеющие повреждения данной зоны мозга оказывались неспособны успешно выполнять задачу генерации антисаккады (Butler et al., 1999). Потеря пространственной ориентации в течение эксперимента приводит к неспособности выполнения задачи фиксации взгляда на неподвижном объекте, что в свою очередь у различных испытуемых порождает различные паттерны глазодвигательной активности. Так как по мере увеличения ширины угла обзора в эксперименте у испытуемых фиксировалось увеличение степени выраженности иллюзии движения собственного тела, то можно заключить, что с ростом выраженности иллюзии и повышении степени пространственных нарушений должны изменяться и параметры движений глаз испытуемых. Эти изменения не отражаются в макропоказателях движений глаз, так как связаны с изменениями в механизме управления глазодвигательной активности более низкого порядка, чем реализация таких макродвижений как произвольные саккады, и зависят от индивидуальных особенностей механизмов интеграции сенсорной информации. Поэтому, несмотря на общие закономерности в нарушениях реализации нистагменной активности, у отдельных испытуемых они проявлялись индивидуально, например в различном количестве высокоамплитудных саккад во время сенсорной перенормировки.

Обнаруженные в данном эксперименте особенности траекторий движений глаз испытуемых не были описаны ранее, так как в экспериментах по изучению иллюзии движения собственного тела во-первых не применялось настолько иммерсивное устройство, как установка виртуальной реальности CAVE-system, а во-вторых не использовалась объёмная стимуляция, перемещающаяся по сложной эллипсоидной траектории и занимающая весь объём зрительного поля неподвижного испытуемого.

Выводы по главе 2:

- 1) Было установлено, что увеличение ширины угла обзора приводит к различной степени выраженности иллюзии движения собственного тела. Тем самым экспериментальная гипотеза подтвердилась – максимальное значение ширины угла обзора (180°) приводит к наибольшей интенсивности иллюзии, что подтверждается результатами опросника «Симуляторные расстройства».
- 2) Была разработана уникальная виртуальная среда, которая оказалась эффективной для инициации иллюзии векции в системе виртуальной реальности CAVE.
- 3) Для регистрации движений глаз в установку виртуальной реальности была успешно интегрирована система айтрекинга SMI Eye tracking glasses, позволяющая осуществлять регистрацию глазодвигательной активности синхронно с предъявлением стимуляции.
- 4) Было установлено, что значимых различий в макропоказателях движений глаз при различных градациях ширины угла обзора не имеется.
- 5) При наименьшей ширине угла обзора (45°) взгляд испытуемых стабильно удерживался на точке фиксации.
- 6) При увеличении угла обзора во втором условии до 90° были обнаружены паттерны нистагменной активности, выполнение задачи фиксации точки ухудшилось, интенсивность векции увеличилась.
- 7) В третьем условии при максимальном значении ширины угла обзора (180°) нистагменные движения глаз были нарушены, обнаружены компенсаторные комплексы высокоамплитудных саккад и морганий, выраженность иллюзии была в этих условиях максимальной.
- 8) Движения глаз могут быть использованы в качестве надёжного индикатора состояния вестибулярной функции и, следовательно, выраженности иллюзии движения собственного тела.
- 9) Система виртуальной реальности типа CAVE-system доказывает свою эффективность для создания и предъявления стимуляции для инициации векции с различной степенью интенсивности.

Глава 3. Влияние когнитивного фактора на возникновение иллюзии движения собственного тела

В описанном выше эксперименте было установлено, что изменение глазодвигательных макропоказателей не является надёжным индикатором состояния системы определения положения и ориентации тела в пространстве и выраженности иллюзии векции. Причиной этому с одной стороны является существующая значительная вариативность в количестве фиксации и морганий у разных людей при выполнении сложных заданий. С другой стороны на работу вестибулярной функции и использование компенсаторных глазодвигательных механизмов к её нарушениям оказывают влияние индивидуально-сложившиеся параметры интеграции сенсорной информации, прошлый индивидуальный опыт человека.

На данном историческом этапе изучения иллюзии движения собственного тела большее внимание уделяют влиянию различных когнитивных факторов на выраженность иллюзии. Одним из таких факторов является индивидуальный опыт, обуславливающий физиологические особенностями интеграции сенсорной информации (Lien et al., 2003). Несмотря на попытки определить, какие именно отличия в строении компонентов вестибулярной функции определяют интенсивность векции, до сих пор в экспериментах не был использован надёжный показатель, связанный одновременно и с особенностями функционирования физиологического субстрата, и с субъективной выраженностью иллюзии.

Поэтому целью настоящего исследования стало изучение глазодвигательной активности испытуемых с различной степенью устойчивости работы системы определения положения и ориентации тела в пространстве, как когнитивного фактора, во время иллюзии движения собственного тела в условиях виртуальной реальности.

Гипотеза заключалась в том, что движения глаз и степень выраженности иллюзии векции у групп испытуемых с разной степенью устойчивости работы вестибулярной функции будут различаться.

Задачами данного исследования стали:

- 1) Подбор испытуемых с различным уровнем устойчивости работы вестибулярной функции;
- 2) Разработка виртуальной среды, способной спровоцировать нарушения в работе вестибулярной функции испытуемых;
- 3) Анализ особенностей глазодвигательной активности испытуемых с различной степенью устойчивости работы вестибулярной функции при наблюдении стимуляции в условиях виртуальной реальности;

Для того, чтобы с высокой степенью достоверности можно было делать вывод о влиянии когнитивного фактора устойчивости работы вестибулярной функции на выраженность векции, перед проведением эксперимента необходимо было подобрать испытуемых с заведомо высокой степенью развития системы поддержания положения и ориентации тела в пространстве. В качестве такой группы испытуемых выступили спортсмены различных видов спорта, и в первую очередь спортсмены из области фигурного катания, так как особенности устойчивости вестибулярной функции в этом виде спорта изучены и описаны лучше всего.

Спортсмены фигуристы обладают отличной устойчивостью органов равновесия (вестибулярным аппаратом, мозжечком) и тонким чувством положения тела в пространстве (Гришина, 2006). Существуют результаты исследований по испытанию устойчивости вестибулярной системы у фигуристов и у испытуемых, не занимавшихся фигурным катанием. Мастер спорта по фигурному катанию, чемпион СССР в парном катании, которого подвергали вращению в специальном кресле, выдержал пятьсот оборотов, сохранив при этом свою работоспособность, и в тот же день приступил к чтению лекций студентам вуза. Другой испытуемый, физически здоровый человек, занимающийся многими видами спорта, но не фигурным катанием, уже после трёхсот оборотов потерял работоспособность и не смог восстановить её в течение целого дня (Мишин, 1981).

Для фигурного катания характерны комбинированные упражнения, в которых преобладают ациклические движения. Многообразие форм движений, различный характер прилагаемых усилий требуют развития у фигуристов разных по характеру физических качеств (Абсалямова и др., 1992). Данный вид спорта оказывает огромное влияние не только на развитие двигательного аппарата, но и на функции сенсорных систем организма, а так же на механизмы интеграции сенсорной информации (Мишин, 1985).

Многочисленные ускорения и замедления, наклоны и вращения, сложность сохранения равновесия на малой площади опоры повышают тонкость анализа положений и перемещений тела и развивают вестибулярную функцию. Повышаются мышечно – суставная и тактильная чувствительность, точность глазомера, дифференцировка слуховых ощущений, способность к комплексному восприятию информации от многих сенсорных систем. В фигурном катании даже существует специальный термин, описывающий наличие высокой степени эффективности интеграции сенсорной информации - «чувство льда» (Чайковская, 2003).

В связи с большим удельным весом вращательных движений, изменением направления и скорости локомоций, а также положений тела чрезвычайно важное значение в фигурном катании имеет деятельность вестибулярной сенсорной системы (Мишин, 1981). Постоянная импульсация с рецепторов отолитового органа и полукружных каналов повышает точность анализа этих сигналов, совершенствуя пространственную ориентацию, координацию движений и управление положением тела. Одновременно повышается устойчивость вестибулярного аппарата, к этим раздражениям и снижаются неблагоприятные реакции организма на них: рвота, тошнота, расстройство координации движений, изменения пульса, артериального давления, колебательные движения глаз (вестибуло-окулярный рефлекс) и головы. То есть снижается вероятность возникновения кинетоза. Недостаточная устойчивость вестибулярного аппарата и как следствие всей вестибулярной функции у начинающих фигуристов вызывает заметные расстройства координации рук и ног и нарушения локомоций при

вестибулярных раздражениях. Лабораторные исследования с вращением кресла Барани вызвали у испытуемых резкие нарушения физической и умственной работоспособности, нарушения сердечной деятельности (при длительных вращениях – до состояния длительной потери работоспособности) (Лисовол, 2005).

Показано, что уже на начальном этапе обучения у юных фигуристов (11-13 лет) устойчивость вестибулярного аппарата повышается. Этот эффект не требует специальных способов тренировки, он обусловлен самими упражнениями, применяемыми фигуристами, особенно при наличии угловых ускорений, часто возникающих при выполнении большинства движений (Мишин, 1976).

У квалифицированных фигуристов совершенство функций и устойчивость вестибулярного аппарата обеспечивают высокую стабильность сохранения позы – статическую устойчивость, а вестибулярные раздражения в значительно меньшей степени нарушают управление позой и движениями (статокинетическая устойчивость) (Гришина, 2006). В положении стоя у фигуристов отмечены наименьшие колебания головы по сравнению со спортсменами других специализаций. С отличной статической устойчивостью в покое у фигуристов может быть связана и высокая меткость стрельбы. Известно, что Н. А. Панин был не только мировым чемпионом по фигурному катанию, но и блестящим стрелком (Панин, 1952). На льду высококвалифицированные фигуристы могут многократно выполнять простые элементы с небольшим разбросом в положении частей тела даже при закрытых глазах, что говорит о точности сохранения ими равновесия. Вестибулярные нагрузки не вызывают у них существенных изменений точности воспроизведений временных, силовых и пространственных параметров движений, особенно при вращениях в привычную сторону (у большинства фигуристов – влево). На протяжении годичного тренировочного цикла адаптация организма спортсменов к вестибулярным нагрузкам повышается. Оптимальный уровень функционального состояния организма обеспечивается совершенным функционированием вестибулярной функции. Устойчивость вестибулярной

функции снижается, когда уровень утомления спортсменов увеличивается, именно тогда могут проявляться симптомы кинетоза (Мишин, 1976).

Для контроля эффекта занятий спортивной деятельности в качестве испытуемых для данного эксперимента также были отобраны спортсмены ушуисты и футболисты, для которых, хотя и в меньшей степени, чем фигуристов, так же важна устойчивая работа вестибулярной функции. При построении тренировочного процесса ушуистов приоритетным является развитие гибкости и скорости выполнения отдельных двигательных элементов. Это приводит к повышению статической устойчивости и совершенствованию системы поддержания статического равновесия. Однако такой подход не оказывает всестороннего влияния на работу вестибулярной функции (Лейкин, 1998; Абовян, 2000). В случае с спортсменами футболистами имеет место другая сторона проблемы повышения устойчивости вестибулярной функции. В процессе тренировок футболистов основной упор делается на развитие функций кинестетического и двигательного аппаратов, а также зрительной и тактильной сенсорной систем. Например, считается, что расширение границ поля зрения футболиста, помогает лучше ориентироваться в игровых ситуациях и является одним из основных необходимых навыков. В результате такой подход так же, как и в случае, ушуистов, не является комплексным по отношению к улучшению работы вестибулярной функции в целом. Тренируемыми оказываются лишь её отдельные составляющие элементы, что приводит к повышению скорости движений, выносливости и достижению необходимых игровых результатов, но не оказывает влияние на поддержание устойчивости работы вестибулярной функции в ситуации сенсорного конфликта (Правдов и др., 2013).

Методика исследования

Испытуемые.

Для участия в эксперименте были отобраны 110 человек в возрасте от 15 до 24 лет, из которых были составлены три экспериментальные группы и одна контрольная:

1. 30 фигуристов, в возрасте от 15 до 24 лет (18 женщин и 12 мужчин). 21 фигурист имел разряд «Мастер спорта» и 9 «Кандидат в мастера спорта».
2. 30 футболистов, в возрасте от 15 до 20 лет (30 мужчин). 7 футболистов имели разряд «Мастер спорта» и 23 футболиста «Кандидат в мастера спорта»
3. 30 ушуистов, в возрасте от 16 до 21 года (19 мужчин и 11 женщин). 20 имели разряд «Мастер спорта» и 10 «Кандидат в мастера спорта».
4. Контрольная группа – 20 студентов (9 мужчин и 11 женщин) различных факультетов МГУ имени М.В.Ломоносова, не занимающихся профессионально или полупрофессионально какими-либо видами спортивной деятельности.

Все испытуемые не имели органических заболеваний вестибулярного аппарата, и обладали нормальным или скорректированным до нормального зрением.

Процедура проведения эксперимента, используемая стимуляция, оборудование и программное обеспечение были аналогичны тем, что применялись в эксперименте №1. Отличием данного эксперимента является наличие двух независимых переменных:

- 1) «Ширина угла обзора», имеет три уровня – 45° , 90° и 180° ;
- 2) «Принадлежность к группе», имеет 4 уровня – фигуристы, ушуисты, футболисты, контрольная группа студентов.

Результаты эксперимента №2

Макропоказатели движений глаз

Полученные данные были проанализированы методом двухфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями, поскольку имелись две независимые переменные («принадлежность к группе» и «ширина угла обзора»).

M-тест Бокса (Приложение №8) не достигает уровня статистической значимости ($p=0,734$). Значит, дисперсионно-ковариационные матрицы, соответствующие разным градациям межгруппового фактора «Принадлежность к группе», статистически достоверно не различаются друг от друга. Поэтому результаты многомерных тестов могут быть приняты к рассмотрению.

Многомерные тесты показывают статистически значимые влияния факторов «Ширина угла обзора» ($F(16)=77,867$, $p=0,001$) и «Принадлежность к группе» ($F(8)=2,544$, $p=0,001$) на зависимые переменные. Обнаружено, что во время наблюдения стимуляции в третьем условии все группы испытуемых совершили большее количество фиксаций и морганий. При этом взаимодействие между факторами так же достигает значимого уровня ($F(48)=2,471$, $p=0,001$). Что выражается в отличиях в глазодвигательных показателях фигуристов и их баллам, полученным по опроснику «Симуляторные расстройства».

Тест сферичности Моучли не показывает достоверный результат, поэтому дисперсии зависимых переменных для разных уровней внутригруппового фактора «Ширина угла обзора» не отличаются, и имеются положительные корреляции между повторными измерениями (Приложение №8. Результаты теста сферичности Моучли). Следовательно, применение одномерного подхода является корректным.

Показано статистически значимое воздействие внутригруппового фактора «Ширина угла обзора» на все зависимые переменные, кроме количества саккад и их средней длительности (Приложение №8. Результаты одномерных тестов эффекта внутригруппового фактора «Ширина угла обзора»). С увеличением значений ширины угла обзора от первого условия к третьему имел место рост значений зависимых переменных.

Результаты проверки однородности дисперсий по критерию Ливиня для каждого из трёх измерений зависимых переменных демонстрируют отсутствие статистически достоверных различий. Поэтому эффект межгруппового фактора «Принадлежность к группе» может быть принят во внимание.

Полученные результаты обнаруживают значимое влияние межгруппового фактора «Принадлежность к группе» на все зависимые переменные, кроме переменной «Средняя длительность саккад». (Таблица №4).

Таблица №4. Оценка эффектов межгрупповых факторов

Показатели	F	Уровень значимости
Количество морганий	3,393	0,021
Средняя длительность морганий	0,625	0,001
Количество фиксации	9,206	0,001
Средняя длительность фиксации	1,524	0,012
Количество саккад	0,947	0,001
Средняя длительность саккад	1,793	0,153
Амплитуда саккад	2,150	0,001
Общий балл	6,170	0,001

Результаты показали наличие значимого влияния как межгруппового и внутригруппового факторов, так и их взаимодействия на значение зависимых переменных. Однако не было выявлено зависимости показателей «количество саккад» и «длительность саккад» от условий стимуляции для всех групп испытуемых.

Сравнение результатов между группами с помощью апостериорных критериев выявило значимые различия в глазодвигательных показателях между результатами группы фигуристов и остальными группами (Приложение №8. «Результаты парных сравнений средних значений по методу Шеффе»). При этом в среднем значения зависимых переменных между остальными группами значимо не различаются.

В первом условии и спортсмены, и студенты совершают в среднем одинаковое количество морганий (12), фиксации (53) и саккад (47) с амплитудой в среднем 7,3 градуса. Что говорит о высокой успешности испытуемых

фиксировать взгляд на точке. Второе условие отличается от первого значимым увеличением у всех групп испытуемых глазодвигательных показателей по сравнению с первым условием ($p < 0,001$). При этом у фигуристов отличается амплитуда саккад по сравнению с другими группами (8 градусов по сравнению в среднем с 10,3 у футболистов, ушуистов и студентов). С учетом того, что фигуристы начинают совершать хоть и не значимо, но несколько больше в сравнении с остальными, фиксаций (85 против 76) и саккад (83 против 70), можно отметить у них тенденцию к проявлению приспособительного навыка к изменившимся условиям среды. Детальный анализ графиков средних показывает, что больше всего различаются показатели, полученные в третьем условии, с показателями в других условиях для фигуристов. Они совершили в третьем условии больше морганий при меньшей их длительности, а также меньше фиксаций, чем остальные испытуемые. При не отличающемся от остальных количестве саккад, амплитуда их у фигуристов значимо больше.

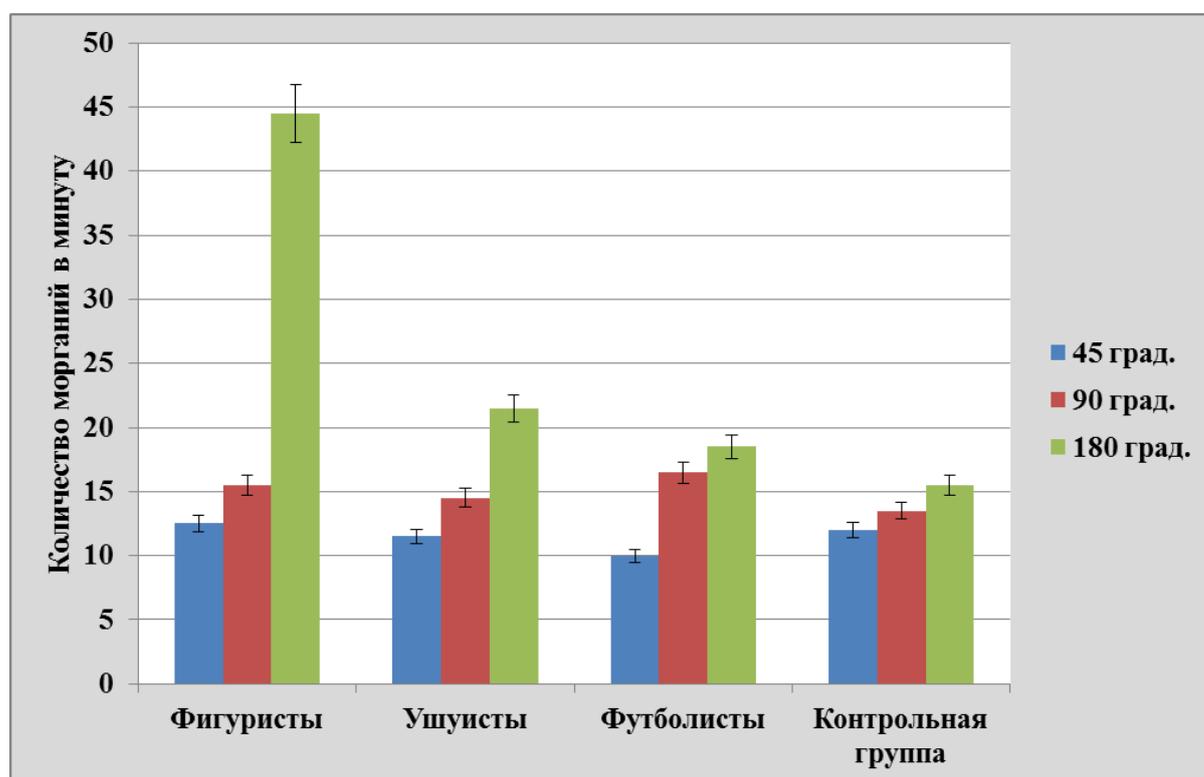


Рис. 23. Средние значения количества морганий в минуту в разных группах испытуемых.

График общего количества морганий, совершённых за 1 мин (рис.23) наглядно демонстрирует значительное увеличение данного показателя у фигуристов (44,5) в течение третьего условия при ширине угла обзора в 180 градусов по сравнению с данным показателем во втором условии (15,8). При этом остальные группы сохраняют равномерное увеличение количества морганий от условия к условию. Для всех групп, кроме фигуристов также имеет место более значительное увеличения длительности морганий в течение третьего условия. Наибольший прирост в среднем количестве морганий в минуту демонстрирует в третьем условии группа ушуистов по сравнению с этим показателем в первом и во втором условии. Значимые различия между средним количеством морганий между группами ушуистов, футболистов и контрольной группой внутри условий не обнаружены.

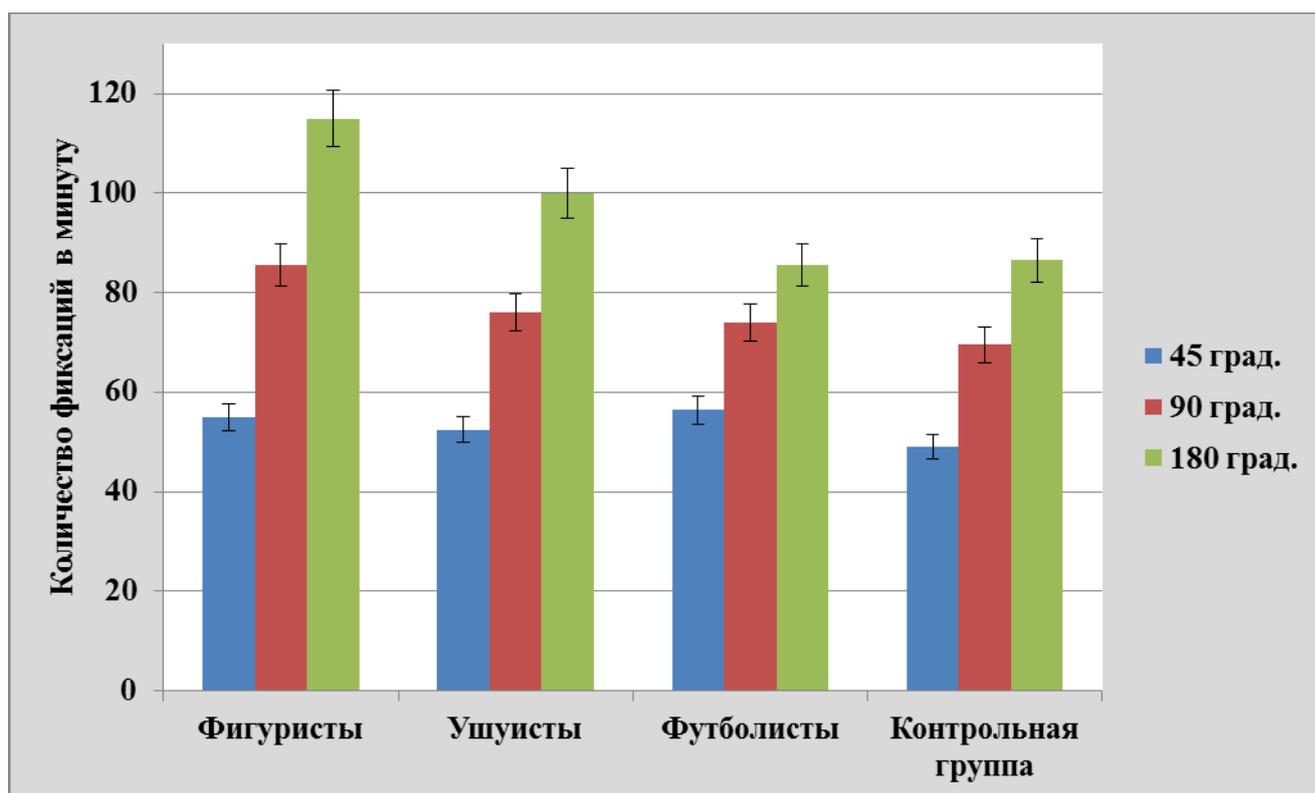


Рис. 24. Средние значения количества фиксации в разных группах испытуемых

Количество фиксации в третьем условии при ширине угла обзора в 180 градусов у всех групп испытуемых увеличивается по сравнению с остальными

условиями (рис.24). Наибольшее количество фиксаций по сравнению с другими группами в третьем условии совершили фигуристы. Для остальных градаций ширины угла обзора различия между средним количеством фиксаций в минуту между группами отсутствуют. При этом длительность фиксаций фигуристов больше, чем в других группах в первом и втором условии. Однако, при значении ширины угла обзора в 180 град. количество фиксаций фигуристов незначительно снижается (331 против 342 при ширине угла обзора в 90 град.). В то время как в других группах данный показатель в третьем условии значительно увеличивается. Наибольший прирост в значениях длительностей фиксаций демонстрирует контрольная группа студентов – на 213 мс больше по сравнению со вторым условием (рис.25).

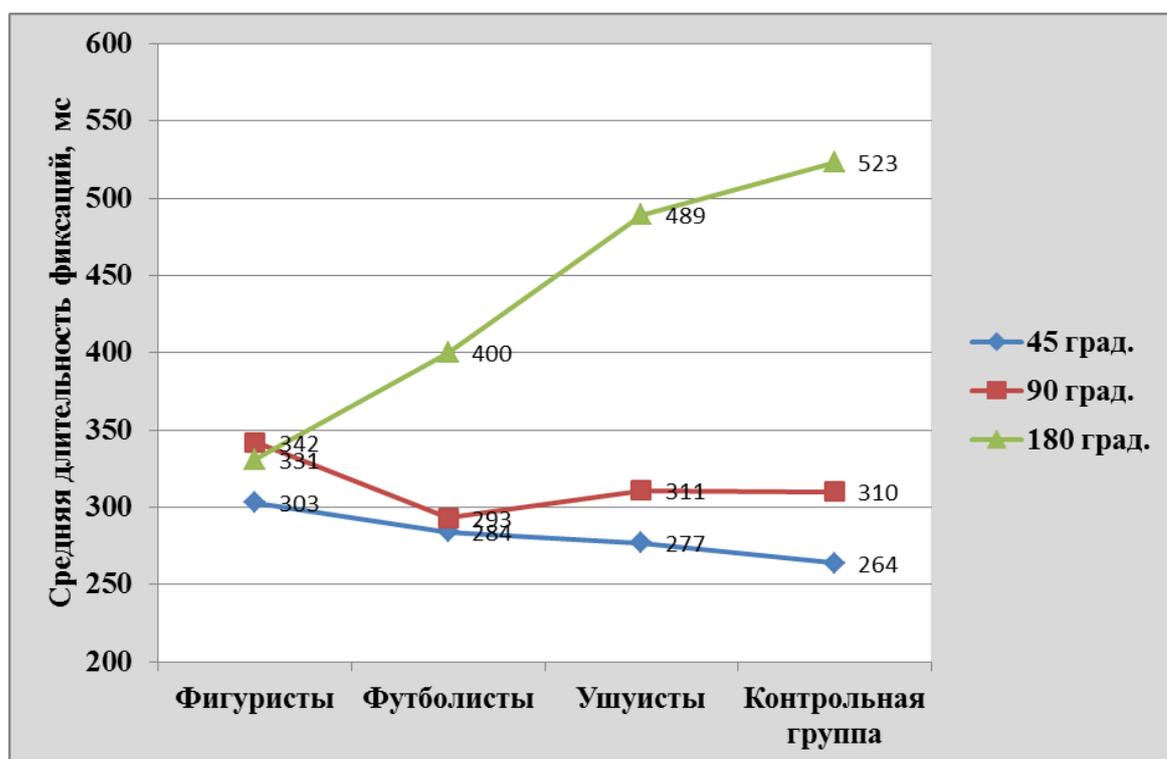


Рис. 25. Средняя длительность фиксаций в разных группах испытуемых

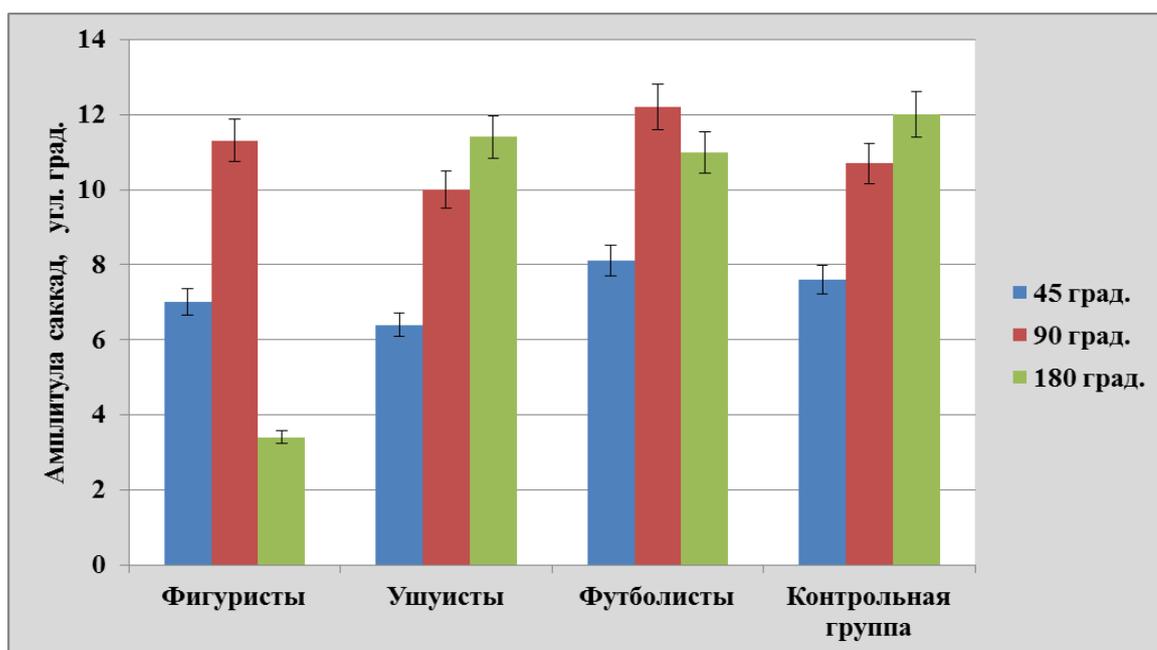


Рис. 26. Средние значения амплитуд саккад в разных группах испытуемых

Амплитуды саккад в первом условии во всех группах испытуемых не отличаются и составляют от 6 до 8 угл. градусов (рис.26). При ширине угла обзора в 90 град. значения амплитуд саккад возрастают во всех группах, особенно в группе футболистов. В третьем условии в группах ушуистов и контрольной группе значение амплитуд саккад увеличивается до 11 с 12 угл. градусов соответственно. В группе футболистов наблюдается незначимое снижение данного показателя по сравнению со вторым условием. Группа фигуристов обнаруживает значительное уменьшение значений амплитуд саккад в течение третьего условия. Результаты дисперсионного анализа при этом показали отсутствие значимого влияния факторов «Принадлежность к группе» и «Ширина угла обзора» на переменные «Количество саккад» и «Длительность саккад». То есть по данным показателям группы испытуемых в разных условиях не различаются.

Опросник «Симуляторные расстройства»

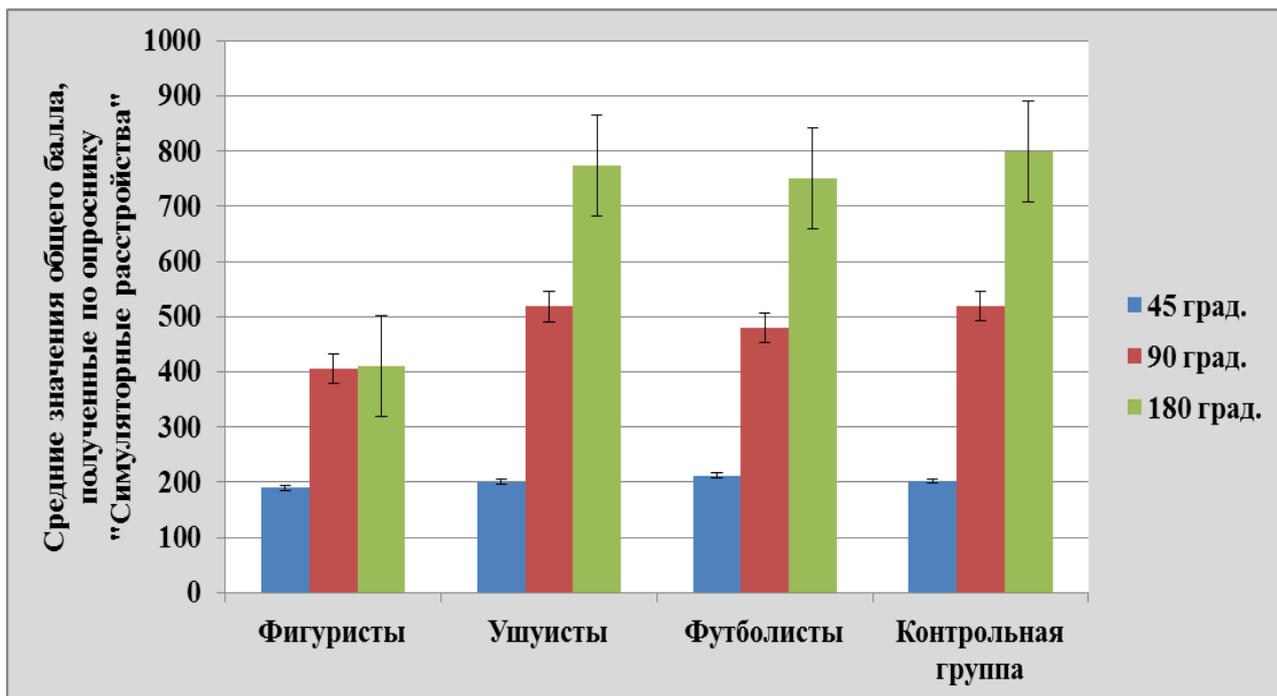


Рис. 27. Средние значения общего балла по опроснику «Симуляторные расстройства» в разных группах испытуемых

В группах ушустов, футболистов и контрольной группе студентов баллы, полученные по опроснику «Симуляторные расстройства» равномерно увеличивались от условия к условию (рис.27). При этом между этими группами полученные баллы значительно не различаются (Приложение №8). Фигуристы в первом условии при величине угла обзора в 45 град. имеют баллы по опроснику, сопоставимые с баллами других испытуемых – в среднем 201 балл. Также испытуемые в самоотчётах указали, что испытали в первом условии минимальный дискомфорт. Ненулевое значение общего балла по опроснику объясняется тем, что испытуемые отмечали такие общие пункты как «скука» или «утомление», мотивируя это тем, что им действительно было скучно наблюдать за движением точек.

Однако уже при величине угла обзора в 90 град. баллы, полученные по опроснику, во всех группах испытуемых увеличились более чем на 200 пунктов. При этом значение общего балла опросника у фигуристов возросло несколько меньше в других группах (405 баллов против в среднем 480). Увеличение

значений баллов по опроснику связано с тем, что испытуемые начинают отмечать такие пункты как «напряжение глаз» и «ощущение вращения окружающего мира». В своих самоотчетах студенты, футболисты и ушуисты указывают на возникновение векции и на то, что стало сложнее удерживать взгляд на фиксационной точке.

При величине угла обзора в 180 град. значения общего балла фигуристов не изменялись по сравнению со вторым условием и, таким образом, оказывается значительно меньше, чем в других группах. Этот результат говорит о том, что дискомфортные симптомы фигуристов в третьем условии значительно меньше выражены, чем у других групп испытуемых. В то время как у всех остальных групп испытуемых балл опросника увеличивается (до 800 баллов) – ушуисты, футболисты и студенты отмечают такие пункты как «головокружение при открытых глазах», «тошнота». В своих самоотчетах фигуристы не указывают наличие дискомфортных симптомов, а другие испытуемые напротив, говорят о сильно выраженном дискомфорте, некоторые из них признаются, что с трудом смогли дождаться окончания действия стимуляции.

Пространственно-временные траектории движений глаз

Были проанализированы траектории движений глаз методом микроструктурного анализа глазодвигательной деятельности испытуемых при наблюдении стимуляции с разной шириной угла обзора. Результаты показали, что в первом и втором условиях во всех группах испытуемых профили движений глаз не отличаются наличием каких-либо особенностей по сравнению с профилями, полученными в Эксперименте №1. Так при ширине угла обзора 45° наблюдается успешное решение задачи по удержанию взгляда на фиксационной точке.

При увеличении ширины угла обзора до 90° в профилях движений глаз отмечалось возникновение ОКН, циклы которого оканчивались несколькими морганиями. Что также соответствует результатам, полученным ранее в Эксперименте №1. Однако, стоит отметить, что у фигуристов моргания возникали

чаще и циклы нистагма содержали не более двух ударов, в то время как у других испытуемых в циклах имелись 3-4 удара нистагма.

Наибольшие различия обнаружались при анализе траекторий движений глаз в третьем условии. У футболистов, ушуистов и испытуемых контрольной группы имелись те же самые особенности, которые были обнаружены в Эксперименте №1 – профили нистагма становились нарушенными, появились комплексы высокоамплитудных саккадических движений, связанных с частыми морганиями. Однако эти особенности не были обнаружены в профилях траекторий движений глаз фигуристов. Напротив, в их профилях пространственно-временных траекторий движений глаз отмечалось наличие большого количества морганий и саккад, амплитудой около 4 угл. град (Рис. 28). При этом циклы нистагменных движений глаз остались сохранными. То есть дополнительные моргания и саккады стали частью в первую очередь медленных фаз ОКН, в результате чего ОКН фигуристов в третьем условии приобрёл характерную ступенчатую форму.

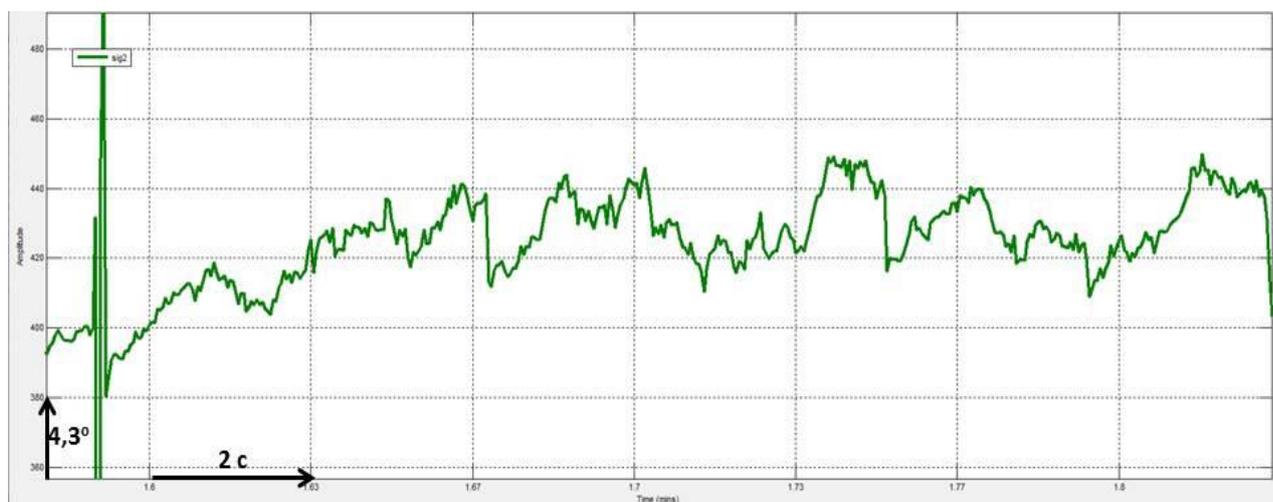


Рис. 28. Пример траектории движения взгляда испытуемого №23 из группы спортсменов фигуристов при наблюдении стимуляции с величиной угла обзора 180°

Обсуждение результатов эксперимента №2.

Третье условие, в котором стимуляция занимала всё видимое зрительное поле испытуемого (ширина угла обзора 180°), оказалось более действенным с точки зрения интенсивности дискомфортных ощущений и выраженности иллюзии в целом на все группы испытуемых, кроме группы спортсменов-фигуристов, согласно баллам опросника «Симуляторные расстройства». В самоотчётах испытуемые также указали на наибольшую субъективную выраженность иллюзии движения собственного тела в третьем условии эксперимента. То есть, как и в описанном выше эксперименте №1, предъявление стимуляции в условиях ширины угла обзора в 180° порождает сенсорный конфликт высокой степени интенсивности, что приводит к нарушениям в работе вестибулярной функции и возникновению векции.

Существенным отличием данного эксперимента является то, что были обнаружены значимые различия в макропоказателях движений глаз и полученных баллах по опроснику «Симуляторные расстройства» между группами испытуемых. Таким образом, выдвинутая гипотеза о влиянии устойчивости работы вестибулярной функции на выраженность иллюзии движения собственного тела и параметры движений глаз подтвердилась.

Особые различия по сравнению с другими группами обнаружались в группе спортсменов-фигуристов. При увеличении ширины угла обзора в этой группе значимо больше, чем в других группах увеличивалось количество совершённых морганий и фиксаций при уменьшении их длительности, а также сокращалась в среднем амплитуда совершаемых саккад. Чтобы объяснить такие закономерности глазодвигательной активности фигуристов, можно предположить наличие у них особого компенсаторного механизма, который противодействует влиянию объёмной зрительной стимуляции на нарушение работы вестибулярной функции, и, следовательно, появлению векции. Фигуристы лучше стабилизируют положение взгляда, чаще моргая, совершая больше кратковременных фиксаций, находящихся на небольшой дистанции друг от друга. Такой вывод подтверждается данными об уменьшении амплитуд саккад. Подобные изменения

в глазодвигательной активности могут свидетельствовать именно об отдельном компенсаторном механизме, который редуцирует степень сенсорного конфликта.

В то же время остальные группы испытуемых стабилизируют положение взгляда с помощью комплекса высокоамплитудных саккад, сопровождающихся морганиями уже после того, как началось переживание иллюзии, и появился сенсорный конфликт. А фигуристы используют превентивный глазодвигательный механизм. Судя по всему, ещё до развития сенсорного конфликта с целью уменьшения степени воздействия зрительной движущейся стимуляции на работу вестибулярной функции они совершают глазами большое количество непродолжительных фиксации относительно близко от точки фиксации, тем самым постоянно возвращая взгляд в исходное положение и препятствуя развитию сенсорного конфликта и фиксационного оптокинетического нистагма.

Такие различия в глазодвигательной активности фигуристов объясняются спецификой данного вида спорта. Помимо обязательных к выполнению элементов с большим количеством вращений и наклонов, самих по себе повышающих устойчивость вестибулярной функции, в процессе тренировок фигуристов обучают использовать специальные глазодвигательные техники для стабилизации своего положения в пространстве – фиксировать произвольную точку во время вращения, чаще моргать при изменении положения тела вплоть до полного переворота (Мишин, 1981). Судя по траекториям движений глаз фигуристов использование движений глаз, стабилизирующих положение взгляда на точке фиксации при наблюдении объёмной движущейся стимуляции и при выполнении вращательных движений, доказывают общность механизмов компенсации нарушений в работе вестибулярной функции как в условиях виртуальной реальности, так и в условиях выполнения реальных движений. В этом случае, наименьшая выраженность иллюзии у данной группы испытуемых является индикатором того, что иллюзия движения собственного тела не является эпифеноменом сознания, возникающим безотносительно к нейронному субстрату вестибулярной функции, а существует в тесной связи со специальной системой

ориентации положения тела в пространстве и является индикатором успешности работы данной системы.

Футболисты и ушуисты имеют приблизительно одинаковые показатели по таким параметрам как количество и длительность морганий и фиксаций, общий балл опросника. Это можно объяснить относительной схожестью тренировок в части упражнений вестибулярной функции, по сравнению с фигуристами, которым важно не только поддерживать равновесие на коньках, но и исполнять множество различных элементов, таких как поддержки, прыжки, вращения. Тренировки футболистов и ушуистов направлены не на поддержание правильного положения тела в пространстве, а на максимально быстрое выполнение отдельных двигательных актов – ударов, замахов, перемещений. Так ушуисты, выполняя в процессе тренировок те или иные приёмы, выстраивают свои движения на уровне пространственного поля (уровень С по Н.А. Бернштейну). В свою очередь спортсмены футболисты, в основном оперируя с мячом, кроме уровня С активно задействуют уровень предметных действий (уровень D по Н.А. Бернштейну). По-видимому, при доминировании данных уровней построения движений, не происходит интеграция мозговых центров, обеспечивающих реализацию двигательного акта, которая необходима для формирования высокоэффективной вестибулярной функции. Одним из основных профессионально важных качеств футболистов является ориентация на дистантные стимулы, которые актуализируются практически в любых командных видах спорта, особенно при встрече с противниками или при слежении за определенным стимулом (Назаренко и др., 2009). Тем не менее, отчасти парадоксальным является тот факт, что при наиболее широком угле обзора у футболистов появляются негативные симптомы (головокружение и тошнота), так как именно футболисты должны держать все поле для игры под контролем. Согласно логике, стимуляция, состоящая из отдельных точек, наоборот должна была индуцировать глазодвигательные реакции попыток слежения за множеством однородных объектов, схожих с игроками на поле (Ендропов, 2007). Однако, судя по отсутствию изменений в количествах фиксаций и морганий, этого не

происходит, и футболисты не способны использовать в качестве компенсаторного механизма отслеживания игровой ситуации, что могло бы выступить как актуализация элемента профессиональной деятельности в течение пассивного наблюдения за стимуляцией и в конечном итоге сохранять ОКН, снижая уровень сенсорного конфликта и редуцируя векцию.

В ушу, как и в фигурном катании и все элементы программы доводятся до определенного автоматизма, до «чувства ковра» (Jing, 1998). Для четких и хорошо отточенных движений спортсмены неоднократно выполняют элементы программы, вследствие чего формируются и поддерживаются их профессионально важные качества. Однако видимо ограниченность пространства тренировок ушуистов по сравнению с пространствами катков фигуристов, не позволяет сильно развивать механизмы мультисенсорного взаимодействия. В результате сформированное чувство устойчивости становится необходимым, но недостаточным условием для устойчивой работы вестибулярной функции в целом. К тому же, динамика выполнения элементов в ушу и фигурном катании отличаются степенью плавности. Если в фигурном катании каждый элемент происходит из предыдущего, то ушуисты выполняют программу, в которой элементы разделены, зачастую даже временными промежутками (Гололобов и др., 2007). Вероятно, такая непостоянная нагрузка на вестибулярную функцию в процессе тренировок не позволяет сформировать устойчивый механизм противодействия ее нарушению в случае постоянно действующего стимула.

В свою очередь построение движений фигуристов в процессе тренировок в основном протекает на уровне ведущих смысловых координаций (Е по Н.А. Бернштейну). Такое звено как стабилизация взора при вращении в процессе тренировок становится неотъемлемой частью системы компенсации положения тела в пространстве. Для работы этого звена необходимо в том числе подключение фронтальной зрительной области коры (Поле 8 по Бродману), содержащей центры регуляции произвольными движениями глаз (Шеперд, 1987). Данная область имеет входы от вестибулярного ядра продолговатого мозга, которое в свою очередь имеет также проекцию в соматосенсорную

вестибулярную область коры – вентральную внутритеменную борозду (Хьюбел, 1990). Активация данной области коры не раз отмечалась исследователями при восприятии иллюзии движения собственного тела (Kleinschmidt et al., 2002; Keshavarz et al., 2014). То есть в процессе тренировок фигуристов использование постоянного воздействия высокой интенсивности на вестибулярную систему приводит к формированию системы активного поддержания правильной ориентации тела в пространстве в головном мозге, включающей в себя как блок интеграции сенсорной информации, так и блок коррекции выполняемых движений, содержащий, в том числе, компенсаторные движения глаз. Эти части являются элементами вестибулярной функции фигуристов, включение которых позволяет говорить о высокой степени её устойчивости. В результате, в ситуации сенсорного конфликта вестибулярная функция фигуристов сохраняет устойчивость благодаря выработанным компенсаторным механизмам поддержания фиксации взора, что так же отражается в наименьшей выраженности иллюзии движения собственного тела.

Тем не менее, в течение второго условия при величине угла обзора в 90° в профилях траекторий движений глаз фигуристов всё же возникали циклы ОКН, которые заканчивались чередой морганий. То есть компенсаторный механизм удержания взора на точке фиксации при помощи коротких возвратных саккад и большого количества фиксаций не появляется при действии стимула относительно невысокой интенсивности. Третье условие согласно результатам опросника «Симуляторные расстройства» и самоотчётам испытуемых оказало наибольшее воздействие с точки возникновения дискомфортных симптомов и выраженности векции. Поэтому можно считать, что нарушение работы вестибулярной функции по причине сенсорного конфликта высокой степени происходило в группах ушуистов, футболистов и контрольной группе студентов именно в третьем условии.

Отсутствие возникновения векции высокой интенсивности и дискомфортных ощущений в группе фигуристов в третьем условии объясняется тем, что реализация ОКН у них не нарушалась, а лишь изменялась путём

модификации медленных фаз. Появление дополнительных частей в профиле медленной фазы является способом реализации ОКН, появляющимся в онтогенезе человека до возможности реализации плавного слежения за движущимся объектом. Так в экспериментах, проведённых с участием младенцев, было показано, что дети в первые две недели жизни осуществляют следящие движения саккадически, из-за чего их окулограммы имеют ступенчатый вид (Фонарёв, 1977; Митькин и др., 1978). Это означает, что форма реализации ОКН в третьем условии у фигуристов имеет вид самого устойчивого способа нистагменной активности. То есть более устойчивая работа вестибулярной функции фигуристов обеспечивалась за счёт использования более простых механизмов поддержания положения тела в пространстве, недоступных другим испытуемым. Что свидетельствует о том, что высокая степень устойчивости вестибулярной функции достигается не просто наличием спортивного опыта или профессиональной деятельности, а выработкой специальных навыков для предотвращения нарушений в её работе.

Выводы по главе 3:

- 1) Гипотеза о влиянии когнитивного фактора, обусловленного различным уровнем устойчивости работы вестибулярной функции, на выраженность иллюзии движения собственного тела подтвердилась. Группа фигуристов продемонстрировала наименьшие значения выраженности иллюзии движения собственного тела.
- 2) Макропоказатели движений глаз значимо различались между группами испытуемых и между условиями предъявления стимуляции.
- 3) Детальный анализ профилей движений глаз позволил выявить характерные компенсаторные возвратные движения глаз на точку фиксации взгляда в группе фигуристов в условиях наблюдения стимуляции с шириной угла обзора в 90° .
- 4) В третьем условии было обнаружено нарушение реализации ОКН в группах ушуистов, футболистов и контрольной группе.
- 5) При предъявлении стимуляции в третьем условии у фигуристов было обнаружено стабильное сохранение ОКН путём использования его более ранней формы, медленные фазы которой имеют ступенчатую структуру.

Глава 4. Изучение динамики нистагменных движений глаз во время переживания иллюзии движения собственного тела

В предыдущих экспериментах (Глава 2 и Глава 3) было показано, что глазодвигательные параметры являются надёжными индикаторами выраженности иллюзии движения собственного тела и оценки работы вестибулярной функции. Однако динамика переживания иллюзии в сопоставлении с динамическими характеристиками глазодвигательной активности, и в частности активности нистагменного типа, изучена не была. Использование микроструктурного анализа пространственно-временных траекторий в экспериментах №1 и №2 позволило установить качественные отличия нистагменной активности при различных степенях сенсорного конфликта и различной выраженности векции. Тем не менее, стоит задача количественной оценки этих специфических особенностей.

Известно, что во время наблюдения за движущимся стимулом глаза совершают характерные движения – реализуется оптокинетический нистагм (ОКН). Определённые параметры ОКН, а именно скорость медленной фазы и частота ударов нистагма, являются индикаторами протекания процессов психической деятельности, в частности процессов внимания (Романов, 1971). Целью данного эксперимента стало изучение динамики нистагменных движений глаз при наблюдении стимуляции, инициирующей круговую векцию.

Задачи исследования:

- 1) Разработка виртуальной среды, вращающейся вокруг испытуемого в горизонтальной плоскости с различными угловыми скоростями;
- 2) Осуществление качественного и количественного анализа динамики оптокинетического нистагма;
- 3) Выделение основных параметров оптокинетического нистагма, свидетельствующих о динамике работы вестибулярной функции и иллюзии движения собственного тела.

Гипотеза

При наблюдении стимула, движущегося с наибольшей угловой скоростью, выраженность иллюзии движения собственного тела и степень сенсорного конфликта будут максимальными, что отразится в изменении динамики медленных фаз оптокинетического нистагма.

Методика исследования

Испытуемые:

В эксперименте приняли участие 17 испытуемых (10 мужчин и 7 женщин) в возрасте от 19 до 27 лет. Все испытуемые имели нормальное или скорректированное до нормального зрение, а также не имели органических поражений вестибулярного аппарата или иных нарушений в работе вестибулярной функции.

Стимуляция

В качестве стимуляции был использован виртуальный оптокинетический барабан (Рис.29), вращающийся по часовой стрелке и против часовой стрелки с угловыми скоростями, 30, 45 и 60 град/с. Внутренняя поверхность виртуального барабана была окрашена чередующимися чёрными и белыми полосами шириной в 12 угловых градусов каждая. Создание виртуального оптокинетического барабана было обусловлено тем, что для изучения динамики иллюзии движения собственного тела требовалась виртуальная среда, инициирующая сенсорной конфликт меньшей степени интенсивности, чем виртуальная сцена, используемая в экспериментах №1 и №2. Поскольку в данных экспериментах при увеличении ширины угла обзора до 180° имело место нарушение работы ОКН. Оптокинетический барабан является общепринятой стимуляцией для изучения векции, которая была эффективно использована во многих экспериментах и неврологических исследованиях. Различные скорости вращения стимула были использованы с целью изменения степени выраженности иллюзии и степени сенсорного конфликта, так как в ряде исследований ранее было показано, что

фактор скорости вращения стимула значительно влияет на интенсивность круговой векции (Riecke et al., 2011).



Рис. 29. Виртуальный оптокинетический барабан в системе виртуальной реальности CAVE-system.

Процедура проведения эксперимента

Испытуемый помещался в центр виртуальной установки типа CAVE-система. Инструкция состояла в том, чтобы испытуемый стоял неподвижно и не совершал движений головой в течение предъявления стимуляции. При этом у испытуемого имелась возможность свободного осмотра зрительной сцены. Таким образом, в данном эксперименте не применялась фиксационная точка с целью сохранения ОКН. Оптокинетический виртуальный барабан совершал вращения вокруг испытуемого длительностью 2 мин каждое в случайном порядке в разные стороны с различными скоростями. Всего было осуществлено 18 вращений для каждого испытуемого (3 скорости x 2 направления x 3 повторения).

Во время наблюдения вращения стимуляции испытуемый должен был нажимать на кнопку флэстика каждый раз, когда у него возникала иллюзия движения собственного тела. После каждого вращения испытуемого просили оценить интенсивность переживаемой иллюзии векции по 10-ти бальной шкале, а также заполнить опросник «Симуляторные расстройства». Между вращениями виртуального барабана испытуемому предоставлялся 5-минутный промежуток на отдых. Запись движения глаз начиналась до того, как начиналось вращение виртуального барабана. Синхронизация момента начала движения стимула в записи движений глаз производилась после эксперимента во время обработки данных путём сопоставления временной метки от нажатия клавиши запуска эксперимента.

Оборудование и программное обеспечение

Используемое оборудование для предъявления виртуальной сцены и регистрации движений глаз, а также программные продукты для обработки полученных экспериментальных данных аналогичны описанным ранее в Главе 2.

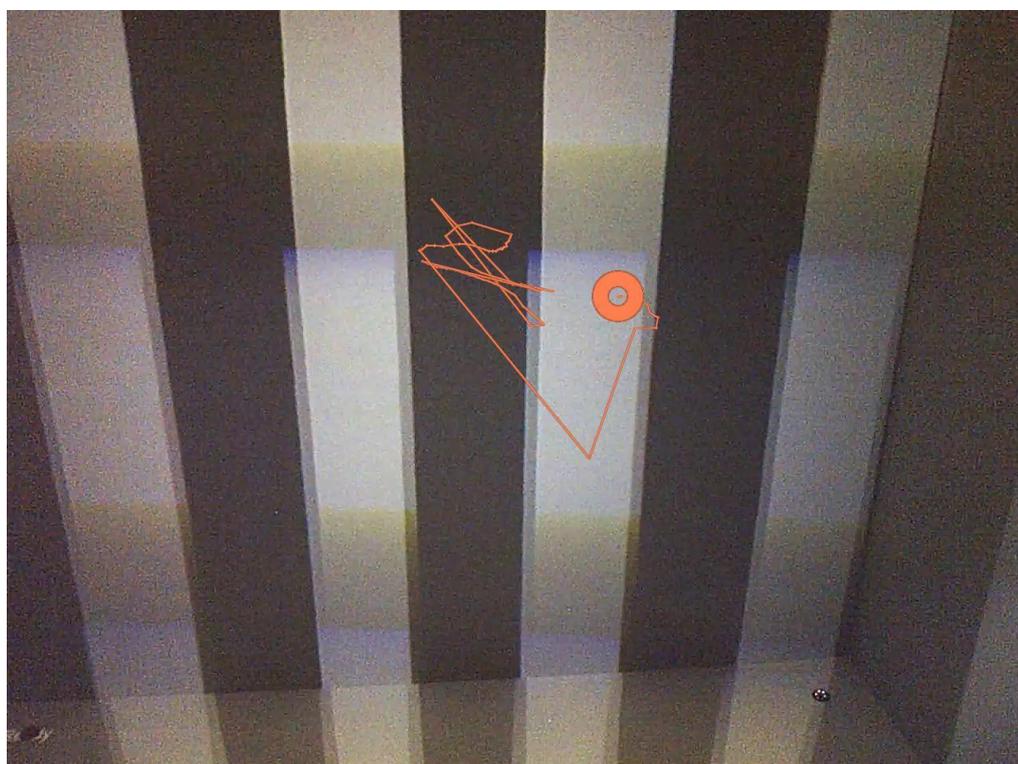


Рис.30. Пример использованной стимуляции «Виртуальный оптокинетический барабан с наложенной программно траекторией движений глаз испытуемого.

Таким образом, независимыми переменными выступили фактор скорости вращения и фактор направления вращения. В качестве зависимых переменных были использованы показатели, рассчитанные следующим образом:

- 1) Оценка интенсивности иллюзии движения собственного тела, измеренные по 10-ти бальной шкале. Оценки интенсивности были усреднены для каждого испытуемого для каждой скорости и направления вращения.
- 2) Общий балл опросника «Симуляторные расстройства».
- 3) Латентный период возникновения иллюзии движения собственного тела (ЛП) в первый раз относительно начала действия стимуляции.
- 4) Продолжительность промежутков времени, в течение которых длительность медленной фазы нистагма была увеличенной (Д). Для определения данных промежутков была использована следующая схема анализа: вначале последовательно для каждого испытуемого определялись длительности всех медленных фаз нистагма. Затем определялось среднее значение длительностей данных фаз. Все медленные фазы, длительность которых превышала среднее значение более чем на одно стандартное отклонение, принимались как обладающие увеличенной длительностью (рис.31). Промежутком считался только цикл нистагма, состоящий не менее чем из 3-х ударов.

Например: Средняя длительность=690 мс, Станд. отклон=384 мс. Если длительность более 1070 мс, то фаза считается удлинённой.

- 5) Латентный период нажатия на кнопку относительно начала момента увеличения длительности медленных фаз (ЛПК) (рис.31).
- 6) Коэффициент усиления глазодвигательной системы (КуГДС). В качестве данного параметра было использовано отношение средней скорости медленных фаз ОКН при данной скорости вращения к скорости движения стимуляции ОКН в течение промежутков переживания векции (Kowler, 1990). КуГДС были усреднены по каждому испытуемому для всех скоростей вращения и всех направлений. Необходимость использования данного параметра продиктована требованием к корректному сравнению

скоростей медленных фаз ОКН между условиями с различными скоростями вращения стимула, от которых зависит скорость медленных фаз нистагма.



Рис. 31. Пример определения значений длительности промежутка увеличения медленных фаз ОКН, а также времени от начала данного промежутка до сигнализации испытуемым о моменте возникновения иллюзии движения собственного тела.

Результаты эксперимента №3

С помощью двухфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями было обнаружено (по результатам многомерных тестов) значимое влияние фактора скорости вращения стимула на зависимые переменные ($F(8)=143,438$, $p<0,001$). Значимого влияния фактора направление вращения обнаружено не было ($F(4)=1,470$, $p=0,267$). Взаимодействие факторов также не достигает значимого уровня ($F(8)=0,160$, $p=0,992$). Было обнаружено увеличение интенсивности иллюзии и общего балла опросника «Симуляторные расстройства», а также уменьшения значений ЛП, ЛПК и КуГДС.

Результат теста сферичности Моучли не достигает статистически значимого уровня (Приложение №9). Следовательно, дисперсии для уровней внутригрупповых факторов существенно не отличаются, и применение одномерного подхода является корректным (Таблица №5).

Таблица №5. Результаты одномерных тестов эффекта внутригруппового фактора «Скорость вращения»

Фактор	Измерение	df	F	p	η
Скорость вращения	КуГДС	2	34,281	<0,001	0,682
	ЛП	2	198,470	<0,001	0,925
	Д	2	133,740	<0,001	0,893
	ЛПК	2	117,278	<0,001	0,880

Оценки интенсивности иллюзии движения собственного тела были усреднены по двум направлениям вращения по каждой скорости вращения, так как влияние фактора направления вращения оказалось не значимым (рис.32). Анализ сравнения оценок интенсивности векции обнаружил значимые различия между оценками, полученными при скорости вращения 60 град/с по сравнению с другими условиями. Значимых различий в оценках интенсивности векции между скоростями вращения 30 и 45 град/с обнаружено не было (Таблица №6).

Таблица №6. Результаты сравнения средних значений оценок интенсивности иллюзии движения собственного тела

Пары значений фактора «Скорость вращения»	Z	P
30 град/с и 45 град/с	1,792	0,073
30 град/с и 60 град/с	3,325	0,001
45 град/с и 60 град/с	3,634	0,001

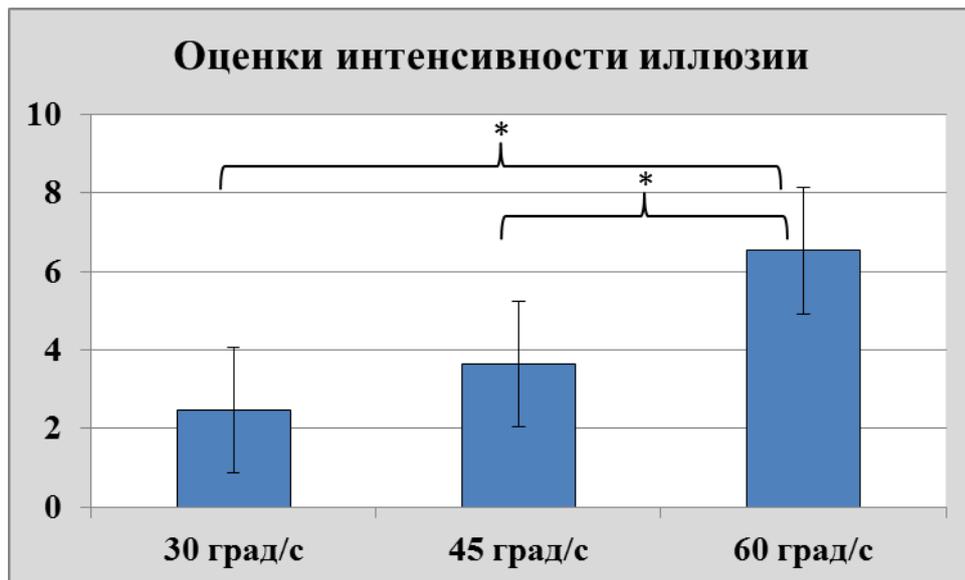


Рис. 32. Средние значения оценок интенсивности иллюзии движения собственного тела при различных скоростях вращения стимуляции.

КуГДС (Рис. 33) при скорости вращения 60 град/с значительно отличались от КуГДС при других скоростях вращения ($p < 0,001$, $t = 6,771$ и $t = 5,112$ при сравнении с 30 и 45 град/с соответственно). Значимых отличий по данному показателю между скоростями 30 и 45 град/с обнаружено не было ($t = 1,175$, $p = 0,257$) (Подробнее см. Приложение №9). Аналогичным образом между собой отличаются значения D – значимо наибольшая длительность данных промежутков соответствует скорости вращения 60 град/с ($p < 0,001$, $t = 10,464$ и $t = 11,615$ при сравнении с 30 и 45 град/с соответственно и $p = 0,48$, $t = 0,723$ при сравнении значений длительности при скоростях 30 и 45 град/с между собой).

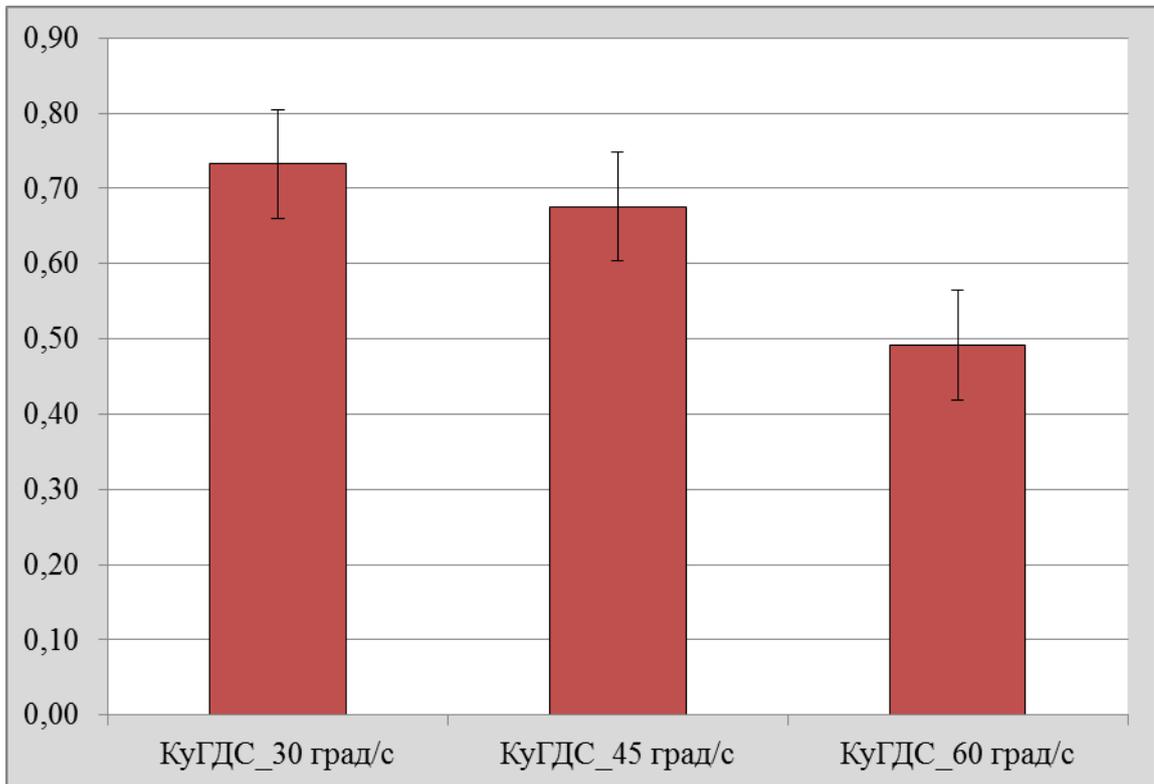


Рис. 33. Средние значения коэффициента усиления глазодвигательной системы (КуГДС).

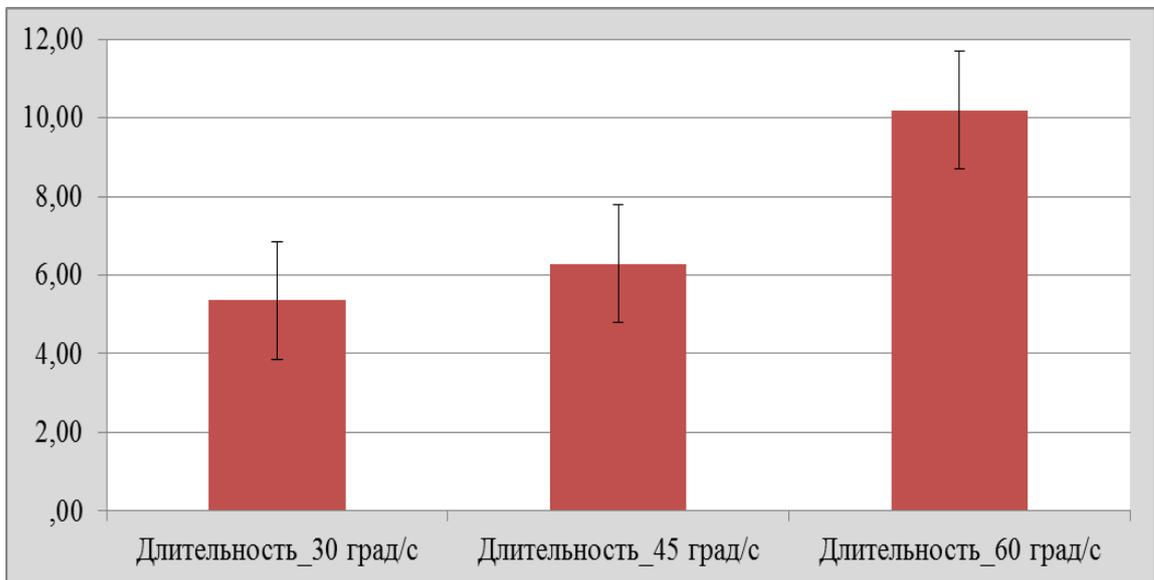


Рис. 34. Средние значения продолжительности циклов оптокинетического нистагма с увеличенной длительностью медленной фазы (D).

Значения латенции возникновения иллюзии движения собственного тела ($p=0,001$, $t=4,048$, $p<0,001$, $t=14,585$, $p<0,001$, $t=11,840$ при сравнении с 30 и 45 град/с, 30 и 60 град/с и 45 и 60 град/с соответственно) и значения времени

нажатия на кнопку относительно начала промежутка увеличения длительности медленных фаз оптокинетического нистагма ($p=0,004$, $t=3,364$, $p<0,001$, $t=9,350$, $p<0,001$, $t=7,087$ при сравнении с 30 и 45 град/с, 30 и 60 град/с и 45 и 60 град/с соответственно) значительно отличаются для различных скоростей вращения.

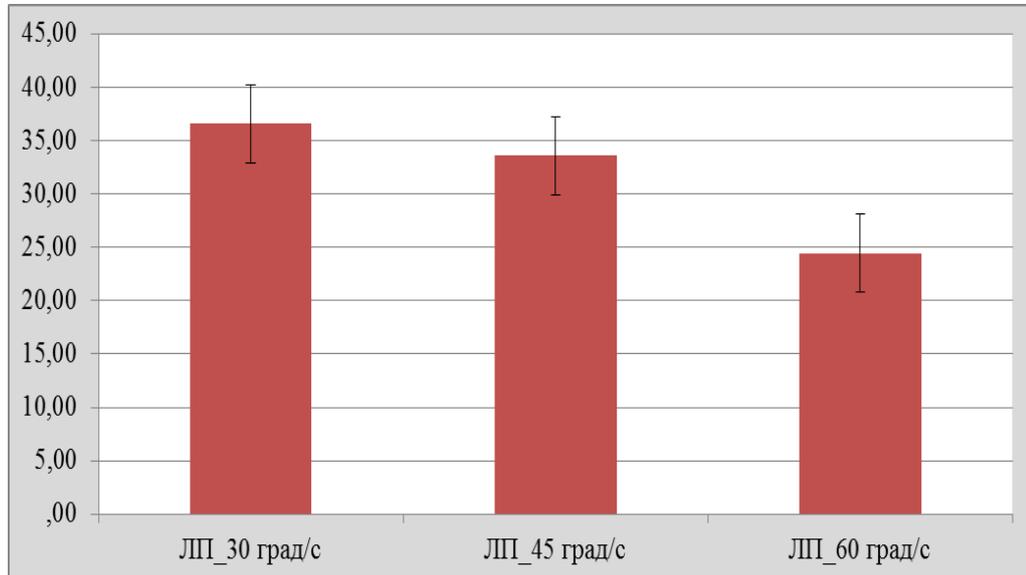


Рис. 35. Средние значения латентного периода возникновения иллюзии движения собственного тела относительно начала эксперимента (ЛП, с).

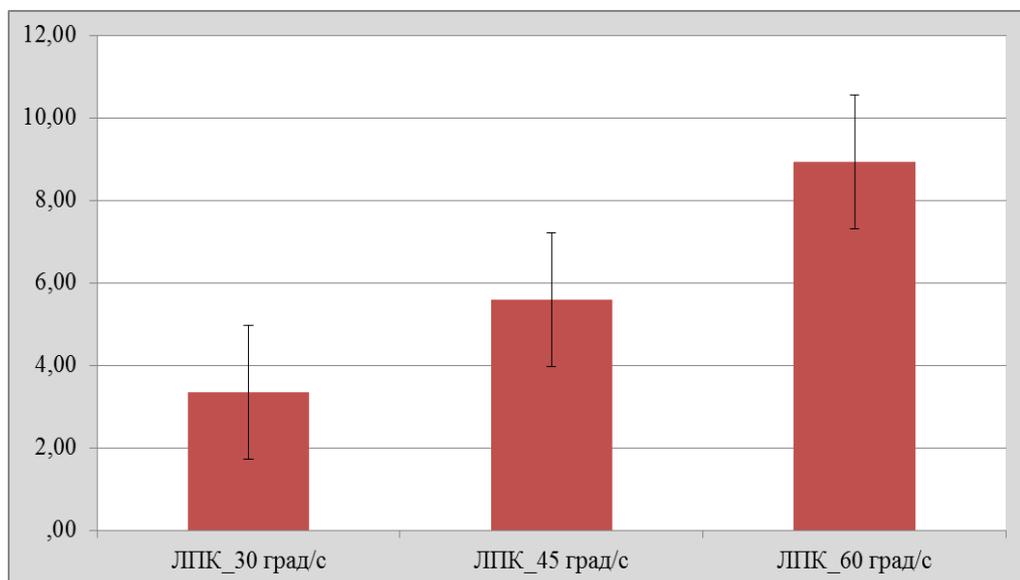


Рис. 36. Средние значения времени нажатия испытуемым на кнопку для сигнализации о моменте восприятия иллюзии относительно начала промежутка времени, в течение которого длительность медленных фаз была увеличенной (ЛПК, с).

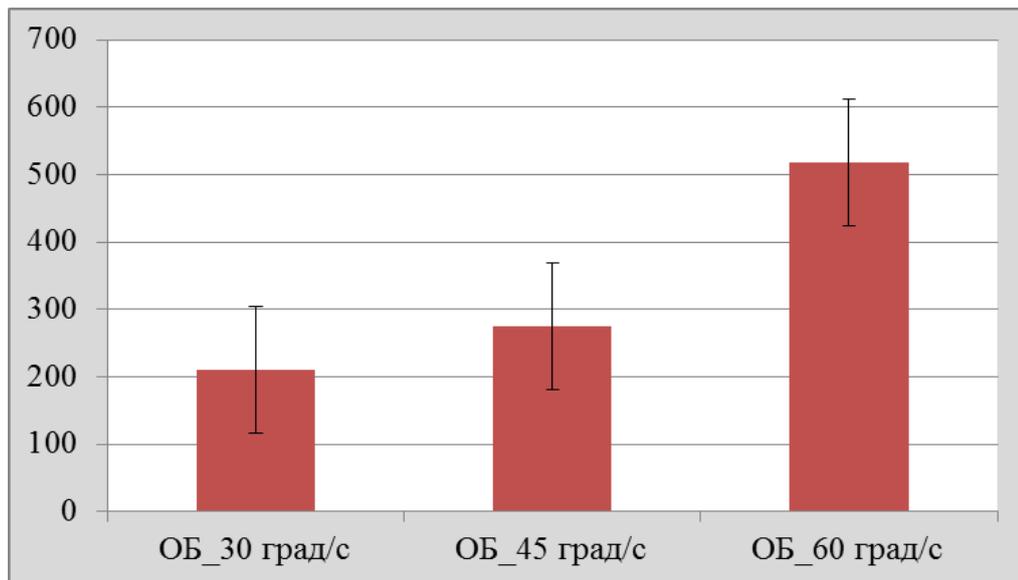


Рис. 37. Средние значения баллов опросника «Симуляторные расстройства»

Анализ значений общего балла, полученного по опроснику «Симуляторные расстройства» позволил обнаружить значимые различия между оценками уровня дискомфорта при скорости вращения стимуляции в 60 град/с и другими скоростями ($p=0,001$, $t=5,713$, $p<0,001$, $t=6,004$, $p=0,211$, $t=0,415$ при сравнении с 60 и 45 град/с, 60 и 30 град/с и 45 и 30 град/с соответственно). Данные результаты свидетельствуют о том, что уровень сенсорного конфликта в эксперименте №3 был сопоставим с уровнем дискомфорта испытуемых во втором условии экспериментов №1 и №2. Этот факт означает, что применение виртуальной среды в виде вращающегося оптокинетического барабана позволило создать условия для возникновения нарушений в работе системы определения положения и ориентации тела в пространстве условно среднего уровня. В этом случае, в качестве компенсаторного механизма ещё продолжается использование ОКН, и не происходит реализация высокоамплитудных и высокочастотных движений глаз с целью произведения сенсорной перенормировки.

С целью проверки предположения о том, что длительность промежутков времени, в течение которых медленная фаза ОКН была увеличенной (Д), соответствует периодам переживания векции, была рассмотрена зависимость субъективной интенсивности иллюзии от Л, ЛП и Д. В большинстве экспериментов по изучению векции без использования психофизиологических

показателей применяются зависимые переменные Л, ЛП и субъективно оцениваемая длительность переживания иллюзии (Gurnsey et al., 1998; Bonato et al., 2006; Allison et al., 2014, Ogawa et al., 2015). Исходя из результатов экспериментов Т. Сено с коллегами создали модель потенциального возникновения векции, которая предсказывает вероятность появления иллюзии при использовании различных видов стимуляции (Seno et al., 2017). В основу данной модели было положено предположение о том, что для определения субъективной выраженности иллюзии необходимо и достаточно наличие трёх параметров – Л, ЛП и субъективной длительности переживания иллюзии.

Так как в результате дисперсионного анализа в настоящем исследовании было показано, что независимая переменная «скорость вращения стимуляции» значимо влияет на зависимые переменные, и имеют место значимые различия в субъективных оценках выраженности иллюзии и переживаемого дискомфорта, то было принято решение с помощью регрессионного анализа установить зависимость выраженности иллюзии от переменных Л, ЛП и Д. Таким образом, переменная Д выступила как аналог субъективной длительности переживания векции в модели Т. Сено. В результате регрессионного анализа методом пошагового исключения (Приложение №10) была получена модель, в которой была исключена переменная КуГДС ($R^2=0,422$, $p<0,001$). Полученная модель объясняет более 42% дисперсии переменной «субъективная выраженность иллюзии» (СБИ).

Результирующее уравнение регрессии имеет вид:

$$\text{СБИ}=5,336-0,106\text{ЛП}+0,169\text{Д}+0,188\text{ЛПК}$$

Полученная модель согласуется с моделью Т. Сено, что доказывает тот факт, что переменная Д является достоверным индикатором длительности переживания возникающей иллюзии движения собственного тела.

Обсуждение результатов эксперимента №3

В данном исследовании стояла цель изучить динамику ОКН в сопоставлении с динамикой иллюзии движения собственного тела и её выраженностью. Экспериментальная гипотеза о том, что вращение стимуляции с наибольшей угловой скоростью приведёт к восприятию иллюзии наибольшей интенсивности, подтвердилась. Микроструктурный анализ пространственно-временных траекторий движений глаз обнаружил динамические изменения в длительностях медленной фазы оптокинетического нистагма во время переживания иллюзии. Данный результат эксперимента согласуется с закономерностями, обнаруженными другими учёными, изучавшими взаимосвязь параметров нистагма и выраженности иллюзии векции. В эксперименте П. Кима и С. Пальмизано (Palmisano et al., 2012) по изучению линейной векции испытуемые в течение 30 с наблюдали за движением объёмной стимуляции в установке виртуальной реальности с инструкцией свободного рассматривания зрительной сцены без применения фиксационной точки. Было обнаружено увеличение в значениях интенсивности выраженности векции, оцениваемых при помощи джойстика. Испытуемые во время эксперимента отклоняли контроллер джойстика на такой угол, который соответствовал субъективно переживаемой выраженности иллюзии. Оказалось, что увеличения длительностей медленных фаз нистагма происходили в те же моменты, что и отклонения испытуемыми контроллера на максимальные значения угла наклона. Однако данный результат автор не сопоставляет с механизмами работы вестибулярной функции и уровнем возникающего сенсорного конфликта. В настоящем исследовании подбор стимуляции был осуществлён исходя из задачи создания нарушений в работе вестибулярной функции средней степени интенсивности путём инициации сенсорного конфликта средней степени интенсивности. Исходя из результатов, полученных по опроснику «Симуляторные расстройства» и сравнения показателей общего балла с показателями этого параметра в экспериментах №1 и №2, данная задача была решена.

Наиболее важным результатом данного эксперимента является тот факт, что коэффициент усиления глазодвигательной системы (КуГДС) уменьшался с увеличением скорости вращения стимуляции. Это значит, что чем выше была скорость вращения оптокинетического барабана, тем меньшая скорость была у медленных фаз ОКН во время векции. То есть возникновению иллюзии сопутствовали нарушения в реализации нистагменной активности. Для того, чтобы ответить на вопрос о причинно-следственных связях между ОКН и векцией, необходимо рассмотреть параметры Д, ЛП и ЛПК.

Оказалось, что не смотря на то, что значения Д максимальны для скорости вращения стимула в 60 град/с, время восстановления скорости медленных фаз ОКН при всех скоростях вращения оказывается одинаковым и составляет в среднем 1,5 с. При этом увеличение значений параметра ЛПК при увеличении скорости вращения стимула свидетельствует о том, что замедления медленных фаз ОКН развивается раньше, чем начинает развиваться переживание иллюзии движения собственного тела. Более того, отношение значений ЛПК к Д оказались одинаковыми для всех условий предъявления стимуляции. Данный результат продемонстрировал наличие закреплённых связей между изменениями в скоростях медленных фаз ОКН и возникновением векции.

Если предположить, что ОКН представляет собой механизм стабилизации изображения полос виртуального барабана на сетчатке с целью снижения интенсивности сенсорного конфликта, то тогда нарушение в работе вестибулярной функции и возникновение векции будет иметь причиной нарушение ОКН, в частности снижение скорости медленных фаз. Рассматривая результаты данного эксперимента с такой точки зрения, можно сделать вывод о том, что снижение скорости медленных фаз происходило из-за явления угасания ОКН (Левашов, 1984). Данное явление заключается в том, что при действии повторной одинаковой стимуляции (например, чередующихся движущихся полос) интенсивность нистагменной реакции снижается. Причём, снижение происходит тем отчётливее, чем больше сила стимула. Явление угасания ОКН зависит от центральных механизмов, локализация которых точно неизвестна

(Henriksson et al., 1961). Однако, в ряде исследований, проведённых на кошках, было обнаружено, что возникновение феномена угасания ОКН происходит в ретикулярной формации продолговатого мозга и моста (Fernandez et al., 1962, Kileny et al., 1980). То есть, в тех самых структурах, которые имеют как зрительную, так и вестибулярную афферентацию и могут принимать участие в управлении сенсорным конфликтом. Тогда, явление угасания ОКН можно рассматривать как нарушение в реализации компенсаторного глазодвигательного механизма по отношению к сенсорному конфликту. В результате, происходило нарушение в работе системы определения положения и ориентации тела в пространстве и возникала иллюзия движения собственного тела.

Тот факт, что уменьшение ЛП и возникновения промежутков времени, в течение которых скорость медленных фаз ОКН была снижена, происходило быстрее всего при скорости вращения в 60 град/с, объясняется тем, что данное значение скорости является предельной скоростью успешного выполнения прослеживающих движений глаз (Митькин, 1978). Сходные результаты снижения ЛП с увеличением скорости вращения стимуляции были обнаружено и другими авторами с использованием стимулов различного содержания (Seno et al., 2011). В качестве объяснительного механизма данного эффекта авторы высказывали предположение об увеличении веса зрительного сигнала в возникающем сенсорном конфликте (Wertheim, 1992). Увеличение скорости движения стимуляции приводит к большей интенсивности зрительного сигнала, что в свою очередь усиливает контрадикцию по отношению к сигналам других модальностей.

Тогда параметры ОКН, в частности скорость медленных, фаз могут быть использованы также и в качестве надёжных индикаторов возникновения и выраженности иллюзии, так как принимают участие в реализации её психофизиологических механизмов. Причём динамика изменения этих параметров отражает динамику переживания иллюзии. С точки зрения использования показателей скорости медленных фаз ОКН для оценки когнитивных функций, в частности функции внимания (Романов, Гиппенрейтер,

1973), можно заключить, что в моменты иллюзии внимание испытуемого к движущейся стимуляции ослабевает и переключается на восприятие собственного иллюзорного перемещения. Данный процесс развёртывается во времени, так как угасание ОКН происходит постепенно, что сопровождается равномерным замедлением медленных фаз. Этот результат косвенно согласуется с результатами нейрофизиологических экспериментов (Kleinschmidt et al., 2011), показавших, что во время векции происходит перераспределение активации мозговой активности: снижается активность зрительных областей, ответственных за восприятие движения объектов (зоны V5/MT), и увеличивается активность узелка мозжечка. Тогда векцию можно рассматривать не только как следствие нарушения в работе вестибулярной функции в ситуации сенсорного конфликта, но как одно из состояний системы определения положения и ориентации тела в пространстве.

Промежуток времени, в течение которого медленные фазы ОКН оставались увеличенными после нажатия испытуемым на кнопку, при разных скоростях вращения стимула оказывался меньшим, чем до нажатия – в среднем он составил 20% от общего времени длительности промежутка с увеличенными медленными фазами ОКН. При этом переживание иллюзии занимало часть данного промежутка. Таким образом, сразу после векции скорость медленных фаз ОКН восстанавливалась. Следовательно, векция приводит к тому, что внимание испытуемых вновь переключается на движение стимуляции, что фасилитирует ОКН. Тогда само по себе возникновение иллюзии можно рассматривать с точки зрения наличия у неё особого функционального значения для организации поведения.

Сторонники точки зрения, согласно которой векция представляет собой эпифеномен без определённого функционального значения, считают, что полученные в экспериментах минимальные значения ЛП величиной в среднем 20 с слишком велики по сравнению с временными значениями в 300-400 мс, которые требуются мозгу для корректировки положения тела в пространстве (Warren, 1972). Однако авторы данных аргументов в своих экспериментах не использовали какого-либо надёжного индикатора для определения момента возникновения

иллюзии, оперирую лишь возникновением субъективного ощущения у испытуемых. В настоящем исследовании показано, что изменения в длительности медленных фаз ОКН начинают происходить гораздо раньше, чем у человек появляется иллюзия. Значит, и нарушения в интеграции сенсорной информации возникают ещё до субъективного переживания векции, причём, чем более действенная стимуляция, тем раньше наблюдается явление угасания ОКН. Данное наблюдение не позволяет однозначно установить момент возникновения сенсорного конфликта и момент начала использования мозгом коррекций для правильной ориентации в пространстве. Тем не менее, более раннее развитие нарушений работы вестибулярной функции может свидетельствовать и более раннем, чем полагали авторы, развитии векции. Что в свою очередь является достаточным аргументом против представления иллюзии как побочного продукта работы мозга. Тем более что после возникновения иллюзии, время восстановления ОКН было одинаковым при различных скоростях вращения стимуляции.

В результате весь процесс можно описать следующим образом: при малых величинах угловых скоростей вращения стимуляции действие зрительного стимула было незначительным. Возникавший сенсорный конфликт в этом случае также имел небольшую интенсивность, тем не менее, при длительном наблюдении за движущимся стимулом происходило угасание ОКН, что вело к увеличению интенсивности сенсорного конфликта. В результате длительность работа вестибулярной функции нарушалась, и человек воспринимал собственное иллюзорное перемещение, после которого деятельность нистагмогенного центра стабилизировалась. При значении скорости вращения стимуляции в 60 град/с влияние зрительного стимула оказывалось настолько сильным, что угасание ОКН происходило значительно раньше. В результате увеличивалась степень сенсорного конфликта, и векция при этом появлялась у испытуемых раньше, чем при других скоростях вращения и с большей силой.

Выводы по Главе 4

- 1) Была разработана виртуальная среда «Оптокинетический барабан», успешно инициирующая возникновение иллюзии движения собственного тела;
- 2) Экспериментальная гипотеза о том, что увеличение скорости вращения стимуляции приведёт к большей выраженности иллюзии движения собственного тела, подтвердилась.
- 3) Качественный и количественный микроструктурный анализ пространственно-временных траекторий движений глаз позволил установить соответствия между возникновением иллюзии и нарушением в реализации ОКН;
- 4) Нарушенный ОКН в результате явления угасания стал причиной усиление сенсорного конфликта и возникновения иллюзии движения собственного тела.
- 5) Скорость медленных фаз ОКН может быть использована в качестве надёжного индикатора выраженности иллюзии движения собственного тела и динамики её протекания.

Глава 5. Общее обсуждение результатов диссертационного исследования

Проведенные эксперименты в рамках диссертационного исследования были направлены на изучение психофизиологических механизмов формирования иллюзии движения собственного тела, или векции. В качестве общего объяснительного принципа возникновения иллюзии была использована теория сенсорного конфликта (Reason, 1978), согласно которой векция возникает в результате рассогласования между поступающими сенсорными сигналами. Для уточнения психофизиологических механизмов данного явления было сформулировано представление о наличии особой системы определения положения и ориентации тела человека в пространстве – вестибулярной функции, одним из элементов которой является блок интеграции поступающей сенсорной информации. С целью изучения механизмов работы данной системы были предприняты 3 эксперимента, направленные на разработку надёжной методики оценки выраженности иллюзии и определения момента её возникновения на основании анализа глазодвигательных показателей; на изучение влияния сенсорных и когнитивного факторов на выраженность иллюзии; на изучение динамики нистагменной активности в сопоставлении с динамикой переживания векции. Все три эксперимента были проведены с применением установки виртуальной реальности CAVE-system, в том числе для оценки эффективности данного инструментария при проведении исследований в области изучения комплексных психических феноменов, к которым, в частности, относится иллюзия движения собственного тела человека.

5.1. Модель формирования иллюзии движения собственного тела

В результате проведённых экспериментов была разработана модель, описывающая механизмы возникновения и протекания векции. В основе данной модели лежат идеи моделей сенсорного конфликта, однако в отличие от них она отображает более сложный характер взаимосвязей между иллюзией движения собственного тела, глазодвигательной активностью и нарушениями в процессах интеграции сенсорной информации.

Согласно разработанной модели у человека в процессе жизнедеятельности формируется сложная система поддержания и ориентации тела в пространстве – вестибулярная функция. Конечными состояниями работы этой системы является восприятие положения своего тела в окружающем пространстве. В зависимости от текущего местоположения тела такими состояниями могут, например, быть состояние покоя или состояние движения. Таким образом, данная модель качественно отличается от предложенной ранее моделей, в том числе модели когнитивных механизмов векции Й. Шульте-Пелькума (Рис. 8) тем, что в ней отсутствует дихотомия между активным восприятием при движении организма и пассивным при его покое, а также рассматривается вклад глазодвигательной активности. Предлагаемая модель (Рис.38) описывает процесс восприятия положения своего тела в пространстве, и иллюзия движения собственного тела является одним из состояний этого процесса, возникающим в ситуации сенсорного конфликта.



Рис. 38. Модель формирования иллюзии движения собственного тела

В основе работы вестибулярной функции лежит блок интеграции сенсорной информации, влияний когнитивных факторов и учёта копий моторных команд к мышцам при выполнении движений. Интегратор получает информацию от различных рецепторов, в первую очередь зрительных, вестибулярных, проприорецепторов. Роль данного интегратора в мозге, предположительно, выполняют вестибулярные ядра, на которых конвергируют как вестибулярные и зрительные афференты (Spiegel, 1933, Dichgans, 1977, Dichgans et al., 1973, Henn, 1978), так и проприоцептивные сигналы, возникающие в наружных мышцах глаз при их сокращении (Гранит, 1973, Cooper et al., 1955). Также на вестибулярных ядрах замыкаются обратные связи от проприорецепторов шеи и аксоны корковых нейронов (Усачёв, 1993). Вестибулярные ядра под воздействием данного ряда сигналов далее передают информацию на глазодвигательные ядра, благодаря чему реализуются вестибуло-окулярный рефлекс и оптокинетический нистагм.

К высокоуровневым влияниям на работу вестибулярной функции относятся так называемые когнитивные факторы – осознание человеком положения своего тела в пространстве в текущий момент, прошлый индивидуальный опыт, выполнение или невыполнения определённых видов профессиональной деятельности. Данный уровень когнитивных влияний обеспечивается распределённой системой областей коры головного мозга (рис.39). В первую очередь к ним относятся нейроны островковой области (Beer et al., 2002, Cardin et al., 2010), вестибулярная париеато-инсулярная кора (Kleinschmidt et al., 2002), вентральная интрапариентальная кора (Schlack et al., 2006). Кроме того, ряд исследований показали, что организованная по ретинотопическому принципу зона V6 зрительной коры в первую очередь обеспечивает восприятие движения наблюдаемого стимула относительно испытуемого (Arnoldussen et al., 2013, Pitzalis et al., 2013). При этом существует другая зона, которая уменьшает свою активность именно во время иллюзии векции – область CSv. Было показано, что данная зона коры способна интегрировать эфферентные копии моторных команд от глазных мышц, зрительную информацию и вестибулярные сигналы (Fischer et al., 2012, Smith et al., 2012). При этом обнаружено дифференцированное

уменьшение активации зоны CSv в зависимости от направления движения зрительного стимула, его скорости (Wall et al., 2008, Cardin et al., 2010). Зона CSv является единственной областью, снижающей свою активность в течение векции. Другие части коры – hMT+, PcM, PIVC – напротив, увеличивают степень своей активации во время переживания иллюзии (Brandt et al., 1998, Kleinschmidt et al., 2002, Kovas et al., 2008).

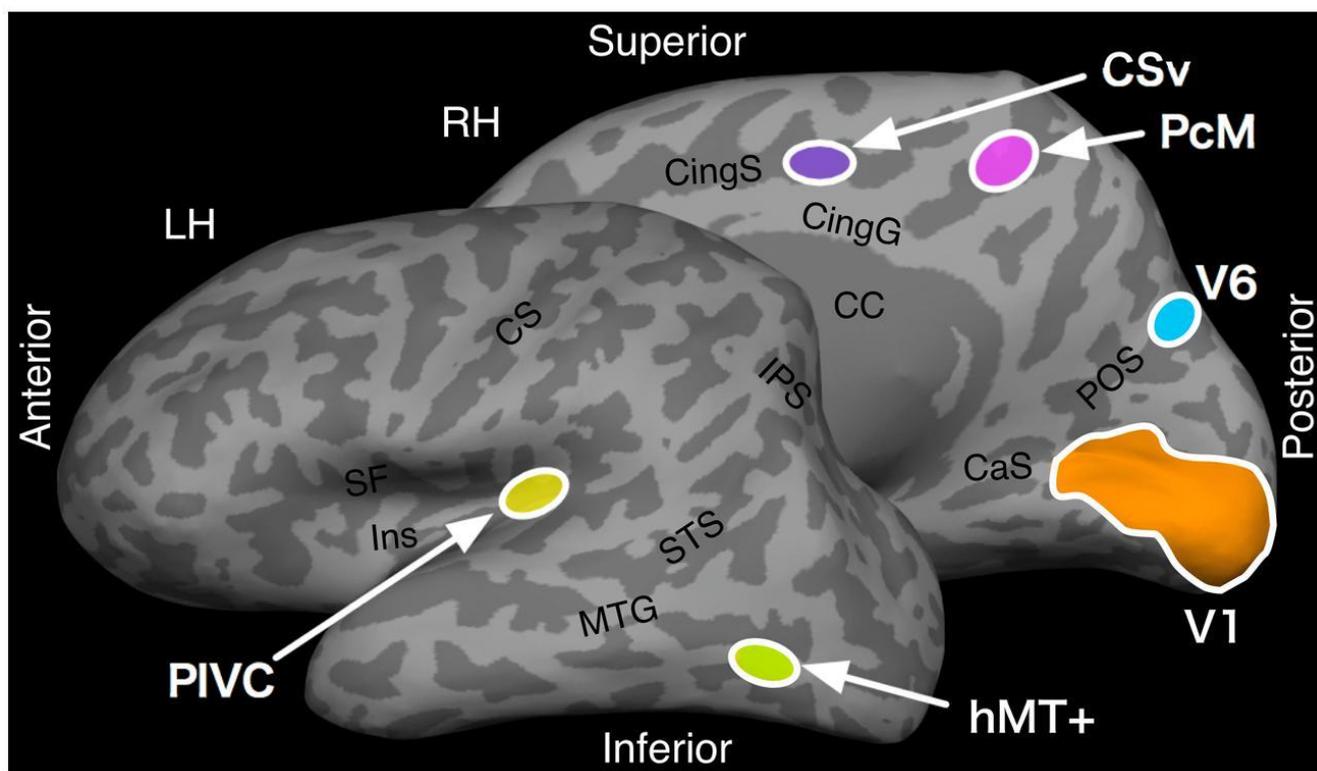


Рис. 39 Зоны коры головного мозга, вовлеченные в реализацию работы вестибулярной функции (по Wada et al., 2016)

Другими зонами, вовлечёнными в работу вестибулярной функции и функции определения схемы тела, исходя из результатов исследования с использованием фМРТ, можно считать зоны в поле 2 и поле 5 (Ehrsson et al., 2005, Seno et al., 2011). Показано, что нейроны этих зон активируются, когда конечности человека или отдельные части его тела движутся или ощущают тактильное воздействие. В частности, эти клетки генерируют спайковую активность в тот момент, когда экспериментатор прикасается к руке испытуемого (Iwamura et al., 1994, Таока et al., 1998). Было обнаружено, что клетки этих зон имеют способность интегрировать тактильную и проприоцептивную информацию

от различных частей тела человека, тем самым формируя поструральную модель схемы тела (Naito et al., 2008). Модель дополняется активацией правой нижней фронто-париетальной коры (поле 44) и скорлупы, а также правого полушария мозжечка (долька 6) (Nagura et al., 2009).

Сама по себе зона фронто-париетальной коры правого полушария рассматривается многими авторами как специфическая область сознательных ощущений относительно самого себя (Devue et al., 2011, Devinsky, 2000). Прежде всего, данный регион мозга человека не имеет топологического и функционального аналога у высших обезьян (Mantini et al., 2013). С другой стороны, обнаружена активация данной зоны в экспериментах, в которых испытуемых просили опознать своё лицо среди других лиц (Morita et al., 2015), а также своё тело среди других (Uddin et al., 2005, Suigiura et al., 2006). Этот ряд экспериментальных данных свидетельствует о том, что правая фронто-париетальная кора может быть ответственна за реализацию таких высших когнитивных функций как самоидентификация и самосознание, по крайней мере, применительно к вопросам, касающихся процесса построения образа тела. Поэтому можно предположить, что именно эта зона мозга может являться нейронным субстратом вестибулярной функции, обеспечивающего сознательное восприятие положения и ориентации тела в пространстве. Аргументом в пользу этого предположения являются результаты исследований векции с применением фМРТ, в которых была обнаружена активация данной области в моменты возникновения иллюзии (Riedel et al., 2005).

В результате работа блока интеграции сигналов, расположенного в вестибулярных ядрах, сводится к непрерывной оценке поступающих сенсорных и корковых сигналов. При наличии рассогласований между информационными потоками блок интеграции инициирует включение произвольных компенсаторных глазодвигательных рефлексов – оптокинетического нистагма и вестибулоокулярного рефлекса. Связи между сенсорными и когнитивными влияниями и блоком интеграции являются пластичными и могут претерпевать изменения в течение жизни организма, что приводит к изменению весовых

коэффициентов синапсов в блоке интеграции и обеспечивает индивидуальную устойчивость системы определения положения и ориентации тела в пространстве.

Полученные в настоящем диссертационном исследовании результаты демонстрируют работу описанной модели вестибулярной функции в ситуации её нарушения в условиях виртуальной реальности при наблюдении движущегося окружения. Так, в эксперименте №1, целью которого было изучение влияния сенсорного фактора на выраженность иллюзии движения собственного тела, были обнаружены характерные изменения глазодвигательной активности в различных условиях предъявлении стимуляции. При ширине угла обзора в 45° испытуемые успешно решали задачу фиксации взглядом неподвижной точки на фоне движущегося зрительного стимула. Выраженность дискомфорта и векции была минимальной, что говорит об отсутствии сенсорного конфликта и устойчивой работе вестибулярной функции. Однако при увеличении ширины угла обзора до 90° в пространственно-временных траекториях движений глаз был обнаружен ОКН, циклы которого сменялись чередой морганий. То есть, согласно предложенной модели, при увеличении интенсивности зрительного сигнала путём увеличения ширины угла обзора, возникла реализация компенсаторного механизма стабилизации изображения на сетчатке – ОКН – призванного уменьшить степень сенсорного конфликта. Появление большого количества морганий свидетельствует о том, что в условиях наблюдения стимуляции, движущейся по сложной траектории механизма ОКН недостаточно для стабильного восприятия положения тела в пространстве. Поэтому требовалось использование частичной сенсорной перенормировки путём совершения морганий. Когда ширины угла обзора достигла 180° , величина вклада ретинального сигнала в сенсорный конфликт стала настолько большой, что механизма реализации ОКН оказалось недостаточно для снижения степени конфликта. Поэтому в третьем условии в профилях движений глаз наблюдался нарушенный ОКН из небольшого количества циклов, за которым следовал комплекс высокоамплитудных саккадических движений и череда морганий. То

есть имело место полная сенсорная перенормировка с целью восстановления адекватного восприятия положения тела в пространстве.

В эксперименте №2 с участием спортсменов фигуристов, футболистов и ушуистов были обнаружены характерные движения глаз, соответствующие различным уровням устойчивости вестибулярной функции, приобретённым в результате профессиональной деятельности. Так у фигуристов уже при величине ширины угла обзора в 90° были обнаружены дополнительные саккады небольшой амплитуды и непродолжительные фиксации, способствующие удержанию взгляда на фиксационной точке. То есть, в то время как у других групп испытуемых отмечалась реализация ОКН для снижения степени сенсорного конфликта при ширине угла обзора в 90° , группа фигуристов продолжала выполнять экспериментальную задачу благодаря имеющимся механизмам фиксации взгляда и подавления нистагменного центра вестибулярных ядер. При увеличении ширины угла обзора до 180° у группы фигуристов, в отличие от остальных испытуемых, был обнаружен устойчивый ОКН, однако форма его реализации была более примитивной – медленные фазы ОКН имели «ступенчатый» профиль благодаря разделению их на более короткие отрезки. Такой ОКН реализуют младенцы, у которых не сформированы механизмы прослеживающих движений глаз. То есть у фигуристов в ситуации сенсорного конфликта высокой степени имел место более примитивный и раньше возникающий в онтогенезе способ реализации ОКН. Этот факт частично объясняется влиянием на работу центра интеграции в вестибулярных ядрах со стороны мозжечка. Мозжечок корректирует моторные программы движений глаз по ходу их выполнения, при необходимости переводя на более низкий уровень построения движений (Бернштейн, 2003, Precht, 1977). В результате выполнения такой формы ОКН фигуристы испытывали иллюзию и дискомфортные ощущения значительно меньшей степени, чем другие группы испытуемых. При этом анализ движений глаз ушуистов, футболистов и контрольной группы студентов позволил обнаружить паттерны высокоамплитудных саккад и морганий, аналогичных обнаруженным в эксперименте №1, служащих цели сенсорной перенормировки.

В ряде экспериментов, в которых использовалась технология регистрации движений глаз при изучении векции, авторы отмечают неинформативность макропоказателей (количество и длительность фиксаций и морганий, амплитуда саккад) для определения момента возникновения векции и её выраженности. (Becker et al., 2002, Palmisano et al., 2011). В эксперименте №1 и эксперименте №2, эти параметры оказались также нечувствительными к влиянию фактора ширины угла обзора у группы студентов, футболистов и ушуистов. Однако, в эксперименте с участием спортсменов-фигуристов макропоказатели движений глаз, наряду с профилями нистагменной активности, оказались информативным параметром для определения различий в выраженности векции между группами испытуемых. Причина, по которой группа спортсменов-фигуристов отличается от остальных групп спортсменов по количеству и длительностям фиксаций и морганий, а также амплитудам саккад, во многом связана с особенностями их профессиональной деятельности. Поскольку именно у данной группы спортсменов вестибулярная функция приобретает наибольший уровень устойчивости в процессе тренировок, то выраженность иллюзии векции у них оказывается наименьшей. Факт влияния индивидуального уровня устойчивости вестибулярной функции на выраженность векции в условиях виртуальной реальности является крайне важным с точки зрения понимания механизмов данной иллюзии. Теория сенсорного конфликта (Reason, 1978) была разработана в первую очередь для описания механизмов нарушения вестибулярной функции, которые приводят к возникновению «морской болезни» и расстройствам движения. Известно, что для редукции симптомов данных состояний в ряде профессиональных сообществ принято использовать постоянные тренировки с различного рода вестибулярными нагрузками. Так, после месяца регулярных выходов в море, кандидаты на должности сотрудников береговой охраны приобретают устойчивость к возникновению «морской болезни» (Shupak et al., 1990). Что в том числе выражается в изменении характера вестибуло-окулярного рефлекса (увеличение скорости движений глаз), сходного по профилю с оптокинетическим нистагмом. Постоянные тренировки в центрифуге,

проводимые с космонавтами, позволяют добиться отсутствия расстройств движения даже при еженедельном центрифугировании (Clement et al., 2001). Эти примеры доказывают высокую степень пластичности вестибулярной функции. Поскольку спортсмены фигуристы тоже относятся к группе профессионалов, для которой характерны постоянные вестибулярные нагрузки, то уровень устойчивости их вестибулярной функции оказывается выше, чем у других групп испытуемых. Однако, принципиально важно сходство их нечувствительности как к воздействиям на работу вестибулярной функции при физических перемещениях, так и при воздействии объёмной вращающейся стимуляции в виртуальном пространстве. Следовательно, и в том, и в другом случае для фигуристов характерна устойчивость вестибулярной функции в целом как системы поддержания и определения положения и ориентации тела в пространстве. Речь идёт не просто о развитии вестибулярного аппарата, как отдельного сенсорного органа, а о совершенствовании во времени сложного комплекса распределённой по мозгу нейронной структуры, включающей в себя процессы интеграции сенсорной информации. То есть изменения в глазодвигательной активности во время иллюзии движения собственного тела следует рассматривать не как рефлекторные последствия сенсорного конфликта, а как активные действия, имеющие цель перевода вестибулярной функции в новое состояние. Такая точка зрения соответствует взглядам Н.А. Бернштейна на двигательную активность как целостную адаптивную деятельность, направленную на достижение определённой цели (Бернштейн, 2003).

В эксперименте №3, направленном на изучение динамики нистагменной глазодвигательной активности в сопоставлении с динамикой переживания иллюзии движения собственного тела были обнаружены характерные особенности движений глаз, возникающие при сенсорном конфликте. При использовании вращающегося виртуального оптокинетического барабана были созданы условия инициации сенсорного конфликта средней степени интенсивности. Оказалось, что при возникновении иллюзии в таких условиях медленная фаза ОКН замедляется. Таким образом, при наблюдении

вращающегося стимула имеет место угасание ОКН. Данное явление заключается в том, что действии повторной одинаковой стимуляции интенсивность ОКН, оценивая по скорости медленной фазы, уменьшается. Угасание нистагма – это особая реакция, так как зависит в большей степени от центральных механизмов (Lindvall, 1961; Wolfe, 1968). Однако, эксперименты, проведённые на декортицированных кошках, показали, что угасание ОКН происходит и при уменьшении активации клеток вестибулярных ядер и ретикулярной формации (Fernandez et al., 1971; Kileny et al., 1980). Данные результаты подтверждают тот факт, что именно вестибулярные ядра выполняют роль интегрирующего центра в работе системы определения положения и ориентации тела в пространстве. В результате угасания ОКН в эксперименте №3 возникали нарушения в работе вестибулярной функции, и появлялась иллюзия движения собственного тела. При этом возникновение иллюзии, в свою очередь, приводило к восстановлению реализации нистагменной активности, что подтверждает управление явлением угасания со стороны корковых структур.

Конечным состоянием работы вестибулярной функции является субъективное восприятие положения своего тела в окружающем пространстве. При отсутствии рассогласований в поступающей информации в результате интеграции формируется восприятие человеком своего местоположения, соответствующее реальному положению и ориентации его тела. Однако, при детекции блоком интеграции сенсорного конфликта высокой степени сначала происходит запуск произвольных компенсаторных глазодвигательных механизмов (ОКН, вестибуло-окулярный рефлекс, стабилизация взора на точке фиксации фигуристами, поиск линии горизонта у страдающих «морской болезнью» и при кинетозе в транспортных средствах на суше). Затем, если этого оказывается недостаточно, происходит реализация древних механизмов стабилизации состояния организма, таких как сенсорная перенормировка и, в крайних случаях, запуск рвотного рефлекса. Если включение данных механизмов компенсации нарушений работы вестибулярной функции не приводит к редукции сенсорного конфликта, то происходит полная дезориентация и потеря

постуральной устойчивости. Например, при алкогольной интоксикации в результате воздействия алкоголя на состав эндолимфы вестибулярного органа, информация о гравитационной составляющей противоречит данным других сенсорных систем (Ишеков и др., 2013). В результате возникает сенсорный конфликт высокой степени, и единственным механизмом коррекции для организма является вывод токсических веществ. Запуск такого же компенсаторного механизма происходит и у космонавтов в процессе тренировок с использованием средств имитации невесомости. Потеря гравитационной составляющей приводит к сенсорному конфликту, способом борьбы с которым являются рвотные позывы (Goldberg, 2014).

Разработанная модель также объясняет данные, полученные рядом авторов (Becker et al, 2002, Fushiki et al., 2000), свидетельствующие о наибольшей выраженности иллюзии при произвольном подавлении нистагма путём фиксации взгляда на точке. В усиление сенсорного конфликта первично в условиях фиксации взгляда вносит вклад увеличивающийся зрительный сигнал от периферической части сетчатки благодаря большему задействованию, чем при прослеживающих движениях глаз. Продолжение произвольной фиксации взгляда на точке при возникновении иллюзии не позволяет реализовать компенсаторный глазодвигательный механизм, что приводит к увеличению интенсивности иллюзии. При этом, в отличие от экспериментов №1 и № 2, в которых ОКН возникал непроизвольно, в экспериментах указанных выше авторов не использовалась столь высоко иммерсивная система предъявления стимуляции как CAVE-system, в результате чего выполнение задачи фиксации взглядом точки было возможным, а условий для порождения интенсивного сенсорного конфликта создано не было.

Связь интенсивности переживания иллюзии с механизмами работы вестибулярной функцией доказывает тот факт, что иллюзия движения собственного тела сама по себе не является дискретным состоянием сознания, какое присутствует у человека во время переживания классических зрительных иллюзий. Такие состояния возникают при определённых сочетаниях

перцептивных характеристик наблюдаемых стимулов. В случае возникновения векции, речь идёт о континуальном процессе определения положения тела в пространстве, обеспечиваемом работой специальной системы. Поэтому одним из результатов проведённого исследования можно считать уточнение классификации иллюзии движения собственного тела как комплексного феномена, сходного с нарушениями схемы тела или возникновением особых психических состояний под воздействием психоактивных веществ. Таким образом, векцию следует рассматривать как особое состояние системы поддержания и ориентации тела в пространстве, обладающее внутренней динамикой.

Тогда можно предположить, что возникновение векции является не «ошибкой» интерпретации поступающих сигналов (Helmholtz, 1866), а, согласно предлагаемой модели, качественным состоянием работы вестибулярной функции, обладающим функциональным значением для организации дальнейшего поведения.

5.2. Оценка эффективности использования технологии виртуальной реальности для изучения иллюзии движения собственного тела

В проведённых экспериментах движущаяся зрительная стимуляция предъявлялась испытуемым при помощи установки виртуальной реальности CAVE-system. Тот факт, что именно ВР технологии следует использовать при изучении векции, следует уже из того, что возросший интерес к данному феномену связан с отчётами пользователей ВР устройств о возникающих дискомфортных симптомах и ощущений собственного перемещения в процессе использования различных установок. Хотя, как было показано в представленных выше экспериментах, ВР системы имеют несомненный ряд преимуществ как инструментарий для психологического исследования.

Первое и самое значительное свойство ВР систем, и CAVE-system в частности, заключается в наличии динамической подстройки изображения под положение испытуемого. При изучении иллюзии движения собственного тела испытуемые часто начинают совершать малоамплитудные наклоны тела для

компенсации вестибулярной дисфункции, могут на непродолжительное время потерять равновесие или просто свободно поворачиваться при решении задачи свободного наблюдения. При использовании обычного экрана без систем позиционирования наблюдателя каждое такое отклонение испытуемого будет означать остановку эксперимента, так как условия наблюдения за стимулом при изменении положения тела будут отличаться от таковых при сравнении со сходной ситуацией в реальном мире (Palmisano et al., 2015). Системы VR напротив позволяют гибко подстраивать изображение под изменившееся положение человека, что в результате повышает экологическую валидность эксперимента. Данное свойство VR позволило реализовать в эксперименте по изучению влияния скорости движения стимуляции инструкцию свободного осматривания зрительной сцены. Несмотря на то, что по инструкции испытуемым было запрещено совершать движения головой, специальных фиксирующих устройств использовано не было, чтобы не увеличивать силу проприоцептивного сигнала. Поэтому небольшие движения головы всё же были совершены испытуемыми в процессе эксперимента. Однако наличие динамической подстройки изображения позволило нивелировать возможный эффект от этих перемещений. Сама по себе система позиционирования обладает большим потенциалом для исследований векции, так как по сути позволяет оценивать поструральную устойчивость в течение экспериментов. До сих пор этот параметр не стал повсеместным лишь в силу отсутствия соответствующего математического аппарата для описания отклонений в положении тела, построенного на основе анализа положения отдельных частей тела, на которых расположены датчики.

Вторым свойством VR систем, которое позволило эффективно применить этот вид устройств в диссертационном исследовании, является возможность создания любого вида объёмной стимуляции компьютерными средствами. Так, в эксперименте, описанном в главе 4 эксперименте, в качестве стимула был использован виртуальный оптокинетический барабан. Переход от вращающегося по сложной траектории множества точек, использовавшихся в двух первоначальных экспериментах, был продиктован необходимостью создания

виртуальной среды, инициирующей сенсорный конфликт средней степени интенсивности. В результате был создан виртуальный оптокинетический барабан, по своим характеристикам полностью соответствующий настоящим барабанам, используемым во многих экспериментальных работах прошлого века в области изучения круговой векции (Fischer et al., 1929).

Высокая иммерсивность виртуальных сред так же оказывает положительное влияние на возникновение иллюзии векции. Под иммерсивностью принято понимать степень, в которой ВР устройство способно генерировать виртуальную среду, схожую с реальным миром. Система ВР CAVE обладает по этому параметру достаточно высоким показателем, что подтверждается с одной стороны оценками независимых комиссий в области ВР устройств (Egan et al., 2016), а с другой самоотчётами испытуемых после проведения экспериментов. Некоторые из них отмечали, что были убеждены в процессе эксперимента в том, что синие вращающиеся точки можно схватить руками, настолько они казались реальными. Другие испытуемые отметили тревожное ощущение, связанное с тем, что вращающиеся синие круги могут задеть их, из-за чего вначале экспериментов было желание увернуться от них. В результате, даже такая схематически организованная виртуальная среда, как вращающиеся синие круги, оказывается воспринятой испытуемыми как насыщенный виртуальный мир.

Стоит отметить и возможность интеграции системы ВР с системой регистрации движений глаз. Поскольку в данном диссертационном исследовании CAVE-system была впервые использована для изучения векции, то и имплементация в неё системы айтрекинга для решения задачи изучения глазодвигательной активности также производилась впервые. В классических экспериментах с регистрацией движений глаз в ВР устройствах при изучении векции использовались два подхода – либо регистрировалась электроокулограмма, либо применялась видеорегистрация, но с использованием датчиков, инфракрасных камер, установленных на некотором расстоянии от испытуемого. Оба этих способа имеют существенные недостатки. Так электроокулография требует размещения электродов вокруг глаз испытуемого.

Это приводит к дополнительному тактильному раздражению, которое продолжается на протяжении всего эксперимента. Так как векция имеет отношение к возникающему сенсорному конфликту, то любые усиления сигналов различных модальностей могут оказать влияние на выраженность иллюзии, а следовательно требуют дополнительных форм контроля. Использование айтрекинга на основе портативной видеорегистрации лишено такой проблемы. Тем не менее, возникают проблемы с размещением инфракрасных камер, так как системы трекинга в VR системах тоже работают в инфракрасном диапазоне, и тогда исследователям приходится решать задачу изолированности этих двух типов систем от помех, возникающих при их одновременном использовании. Второй сложностью является то, что при повороте глазных яблок на большие углы, система может «потерять» отслеживаемое положение зрачка, после чего потребуется дополнительная калибровка, то есть оказывается необходимой остановка эксперимента. В данном диссертационном исследовании с целью нивелирования описанных выше проблем была использована портативная система регистрации движений глаз в виде очков. Такой подход не требует установки дополнительных инфракрасных камер, так как они встроены в дужки. А небольшой вес устройства не оказывает значительного тактильного воздействия на испытуемого. Интеграция такой системы в VR устройство происходит благодаря использованию дополнительной системы затворных линз, а иммитер для синхронизации с системой трекинга VR может быть размещён и вне испытуемого. Совокупность этих особенностей позволила реализовать эксперименты с выборкой испытуемых большой численности, так как было значительно сокращено время на подготовку испытуемого к началу эксперимента. В этом отношении, результаты диссертационного исследования имеют важное методическое значение для исследователей иллюзии движения собственного тела, применяющих системы VR.

Заключение

В данном диссертационном исследовании показано, что иллюзия движения собственного тела (восприятие перемещения неподвижного наблюдателя в пространстве при наблюдении движущейся зрительной стимуляции, занимающей значительную часть зрительного поля) является комплексным феноменом восприятия. Несмотря на многолетнюю историю изучения данной проблемы не были решены методические вопросы организации исследований иллюзии движения собственного тела, имелась необходимость в разработке объективного и достоверного метода оценки выраженности векции, требовали уточнения модели психофизиологических механизмов данной иллюзии.

В ходе проведённых экспериментов в рамках диссертационного исследования были решены актуальные методические и теоретические задачи в области изучения векции. В частности, были разработаны и апробированы среды виртуальной реальности, применение которых позволило инициировать возникновение иллюзии движения собственного тела различной выраженности путём изменения степени действия таких сенсорных факторов как ширина угла обзора и скорость вращения стимуляции. С целью объективного изучения интенсивности возникающей иллюзии и выявления психофизиологических механизмов протекания данного феномена был применён метод регистрации движения глаз, позволивший осуществить микроструктурный анализ пространственно-временных глазодвигательных траекторий.

Комплекс методических приёмов обеспечил возможность изучения динамики переживания иллюзии движения собственного тела, а также позволил установить связь между возникновением данной иллюзии и работой системы определения положения и ориентации тела в пространстве. В ходе экспериментов с участием испытуемых с различной степенью устойчивости данной системы – спортсменов фигуристов, ушуистов и футболистов – были обнаружены характерные паттерны движений глаз, отображающие состояние работы системы определения положения и ориентации тела в пространстве. В частности, спортсмены фигуристы, в отличие от других групп испытуемых,

продемонстрировали наличие выработанных в процессе профессиональной деятельности компенсаторных глазодвигательных нистагменных механизмов, сохраняющих устойчивость своей реализации в условиях интенсивного воздействия со стороны вращающейся зрительной стимуляции.

Полученные результаты были обобщены в модель формирования иллюзии движения собственного тела, описывающую психофизиологические механизмы протекания данной иллюзии. Отличительной особенностью данной модели является то, что векция рассматривается как одно из состояний восприятия положения своего тела в пространстве, которое возникает под воздействием сенсорных и когнитивных факторов. Также данная модель содержит блок «оптокинетический нистагм», тем самым подчёркивая роль глазодвигательной системы в обеспечении восприятия положения тела в пространстве и, в частности, в механизмах возникновения векции.

Важно отметить, что эксперименты в рамках данного диссертационного исследования были выполнены с применением установки виртуальной реальности CAVE-system, что доказывает высокую эффективность данного экспериментального оборудования при изучении такого сложного феномена, как иллюзия движения собственного тела.

Общие выводы диссертационного исследования:

В результате проведённого диссертационного исследования были сделаны следующие выводы:

1. Теоретический анализ проблемы изучения иллюзии движения собственного тела обнаружил, что в качестве основного психофизиологического механизма данного феномена принято рассматривать возникновение сенсорного конфликта между сигналами от различных органов чувств.
2. В результате анализа литературы сделан вывод о необходимости создания надёжного и объективного инструмента оценки выраженности иллюзии движения собственного тела.
3. Разработана модель формирования иллюзии движения собственного тела как одного из состояний системы определения положения тела в пространстве, которая включает в себя блок интеграции сенсорной информации, блок «Когнитивные факторы» и блок «Оптокинетический нистагм», регулирующий выраженность иллюзии.
4. Разработана авторская методика изучения иллюзии движения собственного тела при использовании системы виртуальной реальности, включающая в себя разработку и предъявление уникальных виртуальных сцен, инициирующих возникновение иллюзии у наблюдателей.
5. Разработана авторская методика оценки выраженности иллюзии движения собственного тела на основе анализа глазодвигательных показателей.
6. Установлено влияние сенсорных факторов «ширина угла обзора» и «скорость движения стимуляции» на выраженность иллюзии – наибольшие значения данных факторов приводят к большей выраженности иллюзии движения собственного тела.
7. Установлено влияние когнитивного фактора «устойчивость системы определения положения тела в пространстве» на выраженность иллюзии движения собственного тела. Индивиды, обладающие более устойчивой системой, переживают иллюзию меньшей интенсивности.

8. Выявлена роль нистагменных движений глаз в формировании иллюзии движения собственного тела – нарушения в реализации оптокинетического нистагма приводят к нарушениям в работе системы определения положения тела в пространстве и повышению выраженности иллюзии.
9. Использование установки виртуальной реальности CAVE-system доказало свою эффективность в изучении иллюзии движения собственного тела.

Список литературы

1. Абовян, Т. Ж. Методика предсоревновательной подготовки в ушу на основе использования дозированных физических и гипоксических нагрузок: автореф. дис. канд. пед. наук: 13.00.04 / Абовян Т.Ж. – С.-Петербург. гос. акад. физ. культуры им. П. Ф. Лесгафта. – 2000. – 24 с.
2. Абсалямова, И.В. Синхронное фигурное катание на коньках (точные линии) /Абсалямова И.В., Беляева А.Ю., Жгун Е.В.— М.: ГЦОЛИФК, 1992. – 213с.
3. Анохин, П.К. Очерки по физиологии функциональных систем / П.К.Анохин. - М.: Знание, 1975 – 225 с.
4. Бабенко, В.С. Виртуальная реальность: Толковый словарь терминов / В.С. Бабенко, СПб.: ГУАП. – 2006 – 87 с.
5. Барабанщиков, В.А., Стабильность видимого мира / В.А. Барабанщиков, В.И. Белопольский – М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2008 – 300 с.
6. Бернштейн, Н.А. О построении движений / Н.А. Бернштейн – М.: Книга по Требованию, 2012. – 253 с.
7. Бернштейн, Н.А. Современные искания в физиологии нервного процесса / под ред. Фейгенберга, И.Е. Сироткиной. М.: Смысл – 2003 – 318 с.
8. Бинг Р., Мозг и глаз. Основы офтальмоневрологии / Р. Бинг, Р. Брюкнер, Ленинград. – 1959 – 196 с.
9. Брунер, Дж. Психология познания. За пределами непосредственной информации. / Дж. Брунер, – М.: Прогресс, 1977. – 413 с.
- 10.Буякас, Т.М. Зрительные и двигательные аспекты работы глаза в задачах ручного слежения. / Т.М. Буякас // Исследование зрительной деятельности человека. Под. ред. Ю.Б. Гиппенрейтер, Изд-во МГУ, - 1973, - С. 126 – 143.
- 11.Гельмгольц, Г. О зрении / Г. Гельмогольц, // Научное обозрение, - 1896 - №3.
- 12.Гибсон, Дж. Экологический подход к зрительному восприятию / Дж. Гибсон, М.: Изд. Прогресс, - 1988 – 464 с.

13. Гиппенрейтер, Ю.Б. Движения глаз в деятельности человека и в её исследовании. // Исследование зрительной деятельности человека. Под. ред. Ю.Б. Гиппенрейтер, - М.: Изд-во МГУ, 1973 – С. 3 – 26.
14. Гиппенрейтер, Ю.Б. Движения человеческого глаза / Ю.Б. Гипперейтер – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1978 – 256 с.
15. Гиппенрейтер, Ю.Б., Романов В.Я. Новый метод объективного исследования внутренних форм зрительной активности / Вопросы психологии – 1970 – №5, - с. 36 – 52.
16. Гололобов, М. Ю., Тараканов, Б. И., Воробьев, В. А. Проблемные вопросы в методике начальной физической подготовки юных ушуистов 7-9 лет // Ученые записки университета им. ПФ Лесгафта. – 2007. – №. 5 – С.18 – 22.
17. Горгиладзе, Г.И., Брянов, И.И., Юганов, Е.М., Космическая болезнь // Физиологические проблемы невесомости. М.: Медицина – 1990 – с .198 – 215.
18. Гранит, Р. Основы регуляции движений. – Р. Гранит – М., Мир, 1973 – 368 с.
19. Гришина, М.В., Подготовка фигуристов. Основы управления – М., ФиС, 1986. – 144 с.
20. Ендропов, О. В. Современные проблемы наследственности и двигательные возможности человека // Сибирский педагогический журнал. – 2007. – №. 1. – с.230 – 235.
21. Зинченко, В.П., Вергилес, Н.Ю. Формирование зрительного образа. – М.: Изд-во МГУ, 1969 – 107 с.
22. Зинченко, Ю.П., Меньшикова, Г.Я., Баяковский, Ю.М., Черноризов, А.М., Войскунский, А.Е. Технологии виртуальной реальности: методологические аспекты, достижения и перспективы. // Национальный психологический журнал – 2010 – №2(4) – С. 64-72.
23. Зинченко, Ю. П., Первичко, Е. И. Эвристическая ценность постнеклассических моделей в психосоматике (на примере синдромного

- подхода Л.С. Выготского – А.Р. Лурии) // Вопросы психологии. — 2014. — № 1. — С. 14–28.
- 24.Ишеков, А. Н., Мосягин, И. Г. Показатели стабилотрии в динамике арктического рейса // Мир науки, культуры, образования. – 2013. – №. 4 (41) – С.355 – 358.
- 25.Кисляков, В.А., Неверов, В.П. Реакция глазодвигательной системы на движение объектов в поле зрения. Оптикокинетический нистагм. – М.: «Наука», 1966 – 53 с.
- 26.Кутина, А. В. Исследование вестибулярного и неврологического статуса в амбулаторных условиях // Russian Otorhinolaryngology, Медицинский научно-практический журнал. – 2012. – №2 – С. 119 – 124.
- 27.Лахман, М.А. Значение зрительного нистагма в статокинетической функции // Вопросы физиологии и патологии верхних дыхательных путей и уха / Тр. Ленинградского мед. института. – Л.,1940. – 154 с.
- 28.Левашов, М. М. Вестибулярный нистагм: Связь быстрого компонента нистагма с вестибулярным аппаратом: Автореферат дис. на соискание ученой степени кандидата медицинских наук / Ин-т физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. - Ленинград, 1965. - 16 с.
- 29.Левашов, М.М. Нистагмометрия в оценке состояния вестибулярной функции // Проблемы космич. биологии. – Л.: Изд-во АН СССР, 1984 – Т. 50. – 221 с.
- 30.Лейкин, С. Ф. Педагогические функции ушу в системе спортивно-боевых единоборств России / С. Ф. Лейкин: Автореф. дис. ... канд. пед. наук: 13.00.04 // С.-Петерб. гос. акад. физ. культуры им. П. Ф. Лесгафта. – СПб., 1998. – 24 с.
- 31.Лисовол, В.В., Гизатулина, А.С., Устойчивость к укачиванию и методы ее тренировки // Вестник Южно-Уральского государственного университета. Серия: Образование, здравоохранение, физическая культура, 2005 – № 4 – С. 186 – 191.

- 32.Луук, А., Барабанщиков, В., Белопольский, В. Движения глаз и проблема стабильности воспринимаемого мира // Учёные записки Тартуского ун-та, 1977. – №429 – С.122 – 167.
- 33.Мах, Э. Анализ ощущений и отношение физического к психическому. М.: Издательский дом «Территория будущего», 2005 – 304 с.
- 34.Митькин, А.А., Сергиенко, Е.А., Ямщиков, А.Н. Динамика развития глазодвигательной активности у младенцев. // В кн.: Проблемы генетической психофизиологии человека – П., "Наука", 1978 – с. 170-181.
- 35.Митькин, А.А., Козлова, Е.В., Сергиенко, Е.А., Ямщиков, А.И. Некоторые вопросы раннего онтогенеза зрительных сенсомоторных функций // В кн.: Движение глаз и зрительное восприятие – М., "Наука", 1978 – С. 9-70.
- 36.Мишин, А.Н. Биомеханика движений фигуриста. — М: Физкультура и спорт, 1981. — 144 с.
- 37.Мишин, А.Н., Прыжки в фигурном катании – М., «Физкультура и спорт», 1976. – 104 с.
- 38.Мишин, А.Н.; Фигурное катание на коньках: учеб. для ин-тов физ. Культ. – М.: Физкультура и спорт, 1985 – 271 с.
- 39.Меньшикова, Г.Я. Психологические механизмы восприятия зрительных иллюзий: Монография. – М.: МАКС Пресс, 2013 – 128 с.
- 40.Назаренко, А. С., Чинкин, А. С. Вегетативные и соматические реакции спортсменов игровых видов спорта на вестибулярное раздражение // Педагогико-психологические и медико-биологические проблемы физической культуры и спорта. – 2009. – №. 1 (10) – с.2 – 10.
- 41.Найссер, У. Познание и реальность: смысл и принципы когнитивной психологии. – М.: Прогресс, 1981. – 232 с.
- 42.Неверов, В. П. Оптикинети́ческий нистагм: автореф. дисс. канд. мед. наук. — Л., 1966. — 14 с.
- 43.Панин, Н.А. Фигурное катанье на коньках. 2-е издание. — М.: Физкультура и спорт, 1952 – 201 с.

44. Парфенов, В. А., Абдулина, О. В., Замерград, М. В. Дифференциальная диагностика и лечение вестибулярного головокружения // Неврология, нейропсихиатрия, психосоматика. – 2010. – №. 2.
45. Правдов М.В., Акинфеев И.В., Правдов Д.М., Хромцов Н.Е., Тихомиров Ю.В. Анализ проблемы технической подготовки юных вратарей в футболе в аспекте развития функций анализаторов зрительной и вестибулярной сенсорных систем // Педагогико-психологические и медико-биологические проблемы физической культуры и спорта. – 2013 – №4(29) – С.150 – 154.
46. Попелянский, Я. Ю. Глазодвижения и взор (паралич, акинез, насильственность). — М.: МЕДпресс-информ, 2004. — 57 с.
47. Разумовский, М. И., Шорохов, Л. Д., Кацук, Л. И. Случай произвольного нистагма в практике врачебно-трудовой экспертизы // Вестн. офтальмологии. — 1989. — Т. 105, № 4. — С. 76–77.
48. Романов, В.Я. Исследование свойств зрительного перцептивного процесса методом ФОКН. // Исследования зрительной деятельности человека – М.: МГУ, 1973 – 42 – 69.
49. Романов, В.Я., Фиксационный оптокинетический нистагм как метод исследования зрительного внимания. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата психол. наук – 1971.
50. Склют, И. А., Лихачев, С. А., Дукор, Д. М. Современные представления о клиническом значении оптокинетического нистагма // Неврол. журн. — 2001. — Т. 6, № 5. — С.41–45.
51. Смит, К. Биология сенсорных систем. М.: Бином, Лаборатория знаний, 2009 – 583 с.
52. Соколов, Е.Н. Очерки по психофизиологии сознания. – М.: МГУ, 2010. – 255 с.
53. Степин, В.С. Философия и методология науки. – М.: Академический Проект; Альма Матер, 2015. – 716 с.

54. Усачёв, В.И. Физиологическая концепция реализации вращательного нистагма и его диагностическое значение: Дисс. докт. мед. наук. – СПб., 1993. – 206 с.
55. Фонарев, А.М. Развитие ориентировочных реакций у детей – М., "Педагогика", 1977 – 87 с.
56. Хьюбел, Д. Глаз, мозг, зрение. – М.: мир, 1990. – 239 с.
57. Чайковская, Е.А., Фигурное катание // М.: Физкультура и спорт, 2003 – 254 с.
58. Шеперд, Г. Нейробиология: в 2 т. – М.: Мир – 1987 – Т.1 – С.386-392.
59. Шеррингтон, Ч. Интегративная деятельность нервной системы. Л.: Наука, 1977 – С.20 – 36.
60. Ярбус, А.Л. Роль движений глаз в процессе зрения. М., «Наука», 1965 – 173 с.
61. Allison, R. S., Ash, A., Palmisano, S. Binocular contributions to linear vertical vection // *Journal of Vision* – 2014 – Vol.14 – P.1–23.
62. Allison, R. S., Howard, I. P., Zacher, J. E., Effect of field size, head motion, and rotational velocity on roll vection and illusory self-tilt in a tumbling room // *Perception* – 1999 – Vol.28 – P.299–306.
63. Allison, R. S., Zacher, J. E., Kirollos, R., Guterman, P. S., Palmisano, S. Perception of smooth and perturbed vection in short-duration microgravity // *Experimental Brain Research* – 2012 – Vol. 223 – P. 479–487.
64. Andersen, G. J., Braunstein, M. L. Induced self-motion in central vision // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. – 1985. – Vol. 11. – №. 2. – С. 122 – 128.
65. Apthorp, D., Nagle, F., Palmisano, S., Chaos in balance: Non-linear measures of postural control predict individual variations in visual illusions of motion // *PLoS One* – 2014 – Vol. 9, e113897 – P. 1–22.
66. Apthorp, D., Palmisano, S., The role of perceived speed in vection: Does perceived speed modulate the jitter and oscillation advantages? // *PLoS One* – 2014 – Vol.9, e92260 – P.1–14.

67. Arnoldussen, D. M., Goossens, J., Van Den Berg, A. Differential responses in dorsal visual cortex to motion and disparity depth cues. *Front. Hum. Neurosci.* 7:815 – 2013.
68. Ash, A., Palmisano, S., Vection during conflicting multisensory information about the axis, magnitude and direction of self-motion // *Perception* – Vol. 41 – P. 253–267.
69. Ash, A., Palmisano, S., Apthorp, D., Allison, R. S., Vection in depth during treadmill walking // *Perception* – 2013 – Vol.42 – P. 562–576.
70. Ash, A., Palmisano, S., Govan, D. G., Kim, J. Display lag and gain effects on vection experienced by active observers // *Aviation, Space, and Environmental Medicine* – 2011 – Vol.82 – P. 763–769.
71. Ash, A., Palmisano, S., Kim, J. Vection in depth during consistent and inconsistent multisensory stimulation // *Perception* – 2011 – Vol. 40 – P.155-174.
72. Aubert, H. Die Bewegungsempfindung // *Pflügers Archiv* – Vol. 39 – 1886 – P.347–370.
73. Authié, C., Mestre, D. Optokinetic nystagmus is elicited by curvilinear optic flow during high speed curve driving // *Vision Research* – Vol. 51 – Issue 16 – 2011 – P. 1791-1800.
74. Bailey, L., Denis, J.H, Goldsmith, G., Hall, P.L., Sherwood, J.D. A wellbore simulator formud-shale interaction studies // *Journal of Petroleum Science and Engineering* – Vol.11 – Issue 3 – 2012 – P. 195-211.
75. Bárány, R. Über einige Augen-und Halsmuskelreflexe bei Neugeborenen // *Acta Oto-Laryngologica.* – 1918. – Vol. 1. – №. 1. – C. 97-102.
76. Barrett, J. Side effects of Virtual Environments: a Review of the Literature // *Defence Science and Technology Organisation* – Canberra (Australia) – 2004.
77. Barry, R.J., Palmisano, S., Schira, M.M., De Blasio, F.M., Karamacoska, D., MacDonald, B. EEG markers of visually experienced self-motion (vection) // *Front. Hum. Neurosci. Conference Abstract: Australasian Society for Psychophysiology, Inc.* – Vol.10. – 2014.

78. Becker, W., Raab, S., & Jürgens, R. Circularvection during voluntary suppression of optokinetic reflex. // *Experimental Brain Research* – 144(4) – 2002 – P. 554–557.
79. Beer, J., Blakemore, C., Previc, F.H., Liotti, M. Areas of the human brain activated by ambient visual motion, indicating three kinds of self-motion // *Exp Brain Research* – Vol. 143 – 2002 – P. 78-88.
80. Belopolsky, V.I. Frame and metrics for the reference signal // *Behav. and Brain Science* – 1994 – Vol.17 – P.313 – 314.
81. Berthoz, A., Anderson, J., Allum, J., Cohen, B., Keller, E., Robinson, D., Schaefer, K.-P. Role of the vestibular and reticular nuclei in the control of gaze. A: Vestibular nuclei (Workshop synthesis) // *Control of gaze by brain stem neurons*. Baker R. and Berthoz A. eds., Amsterdam - N.Y., Elsevier Biomed. Press – 1977 – P. 279-290.
82. Berthoz, A., Pavard, B., Young, L. R. Perception of linear horizontal self-motion induced by peripheral vision (linearvection) - basic characteristics and visual-vestibular interactions // *Experimental Brain Research*, Vol. 23(5) – 1985 – P. 471–489.
83. Biocca, F. Will simulation sickness slow down the diffusion of Virtual Environment technology // *Presence: Teleoperators Virtual Environ* – Vol. (3) – 1992 – P. 334–343.
84. Bles, W. Stepping around circularvection and coriolis effects. // In J. Longand, & A. Baddeley (Eds.), *Attention and performance IX* – 1981 – P. 47–61.
85. Bonato, F., Bubka, A. Chromaticity, spatial complexity, and self-motion perception // *Perception* – 2006 – Vol. 35 – P.53–64.
86. Bonato, F., Bubka, A., Palmisano, S., Phillip, D., Moreno, G., Vection change exacerbates simulator sickness in virtual environments // *Presence: Teleoperators and Virtual Environments* – 2008 – Vol. 17 – P.283–292.
87. Bouchard, S., Robillard, G., Renaud, P., Bernier, F. Exploring new dimensions in the assessment of virtual reality induced side effects. // *Journal Comput. Inf. Technol* – Vol.1 (3) – 2011 – P. 20–32.

- 88.Brandt, T., Bartenstein, P., Janek, A., and Dieterich, M. Reciprocal inhibitory visual-vestibular interaction. Visual motion stimulation deactivates the parieto-insular vestibular cortex // *Brain* – Vol. 121(9) – 1998 – P.1749–1758.
- 89.Brandt, T., Dichgans, J., Buchele, W. Motion habituation: Inverted self-motion perception and optokinetic after-nystagmus // *Experimental Brain Research* – 1974 – Vol.21 – P.337–352.
- 90.Brandt, T., Dichgans, J., Koenig, E. Differential effects of central versus peripheral vision on egocentric and exocentric motion perception // *Experimental Brain Research* – №16 – 1973 – P.476–491.
- 91.Brandt, T., Wist, E. R., Dichgans, J. Foreground and background in dynamic spatial orientation // *Perception & Psychophysics* – 1975 – Vol. 17 – P.497–503
- 92.Bridgeman, B., Van der Heijden, A.H.C., Velichkovsky, B.M. A theory of visual stability across saccadic eye movements // *Behav. and Brain Science* – 1994 – Vol.17. – P. 247 – 292.
- 93.Brindley, G.S., Merton P.A. The absence of positional sense in the human eye // *Journal of Physiology* – 1960 – Vol.153 – P.127 – 130.
- 94.Brooks, J.O., Goodenough, R.R., Crisler, M.C., Klein, N.D., Alley, R.L., Koon, B.L., Logan Jr., W.C., Ogle, J.H., Tyrrell, R.A., Wills, R.F. Simulator sickness during driving simulation studies. // *Accid. Anal. Prev.* – Vol. 42 – 2010 – P. 788–796.
- 95.Bubka, A., Bonato, F. Natural visual-field features enhance vection. // *Perception* – 2010 – Vol.39 – P.627–635.
- 96.Bubka, A., Bonato, F., Palmisano, S., Expanding and contracting optic-flow patterns and vection // *Perception* – 2008 – Vol. 37 – P. 704–711.
- 97.Butler, K. M., Zacks, R. T., Henderson, J. M. Suppression of reflexive saccades in younger and older adults: Age comparisons on an antisaccade task. // *Memory & Cognition* – Vol.27 – 1999 – P.584 –591.
- 98.Cardin, V., Smith, A. T. Sensitivity of human visual and vestibular cortical regions to egomotion-compatible visual stimulation // *Cerebral Cortex* (New York, N.Y.) – 1991 – Vol. 20(8) – P. 64–73.

99. Cardin, V., Smith, A. T. Sensitivity of human visual cortical area V6 to stereoscopic depth gradients associated with self-motion. // *J. Neurophysiol.* Vol. 106 – 2011 – P.1240–1249.
100. Carriot, J., Jamali, M., Chacron, M. J., Cullen, K. E. The statistics of the vestibular input experienced during natural self-motion differ between rodents and primates // *The Journal of physiology* – Vol.595(8) – 2011 – P.2751-2766.
101. Carpenter-Smith, T. R., Futamura, R. G., Parker, D. E. Inertial acceleration as a measure of linear vection: An alternative to magnitude estimation // *Perception & Psychophysics* – 1995 – Vol.57 – P.35–42.
102. Chance, S. S., Gaunet, F., Beall, A. C., Loomis, J. M., Locomotion mode affects the updating of objects encountered during travel: the contribution of vestibular and proprioceptive inputs to path integration // *Presence Teleoperators Virtual Environ* – Vol. 7 – 1998 – P.168–178.
103. Chernorizov, A., Asmolov, A., Zinchenko, Y., Schechter, E. From physiological psychology to psychological physiology: Postnonclassical approach to ethnocultural phenomena // *Psychology in Russia: State of the Art.* — 2015. — Vol. 8, no. 4. — P. 4–22.
104. Cooper, S., Daniel, P., Whitteridge, D. Muscle-spindles and other sensory endings in the extrinsic eye muscles; the physiology and anatomy of these receptors and their connections with the brain-stem // *Brain* – 1955 – Vol. 78 – P. 564-583.
105. Cutting, J. *Perception with an eye for motion.* Cambridge, MA: MIT Press – 1986 – 133 p.
106. Cuturi, L. F., MacNeilage, P. R. Optic flow induces nonvisual self-motion aftereffects // *Current Biology* – 2014 – Vol. 24 – P. 2817–2821.
107. Delmore, A., Martin, C. Roles of retinal periphery and depth periphery in linear vection and visual control of standing in humans. // *Canadian Journal of Psychology* – 1986 – Vol. 40 – P.176–187.
108. Devinsky, O., Right cerebral hemisphere dominance for a sense of corporeal and emotional self. // *Epilepsy Behav.* Vol.1 – 2001 – P. 60–73.

109. Devue, C., Brédart, S., The neural correlates of visual self-recognition. *Conscious // Cognition* Vol. 20 – 2011 – P. 40–51.
110. Dichgans, J. Optokinetic nystagmus as dependent on the retinal periphery via the vestibular nucleus. // *Control of gaze by brain stem neurons*. Baker R. and Berthoz A. eds. Amsterdam- N.Y. Elsevier Biomed. Press – 1977 – P.261 – 268.
111. Dichgans, J., Brandt, T. Visual-vestibular interaction: effects on self-motion perception and postural control // *Perception*, eds R. Held, H. W. Leibowitz, and H.-L. Teuber (Berlin; Heidelberg: Springer) – 1978 – P.755–804.
112. Dichgans, J., Schmidt, C.L., Graf, W. Visual input improves the speedometer function of the vestibular nuclei in the goldfish // *Exptl. Brain Res.* – 1973, Vol. 18 – P. 319-322.
113. Diels, C., Howarth, P. Visually induced motion sickness: Single- versus dual-axis motion // *Displays* – Vol. 32 (4) – 2011 – P. 175–180.
114. Diener, H. C., Wist, E. R., Dichgans, J., Brandt, T. Spatial Frequency Effect on Perceived Velocity // *Vision Research* – 1976 – 16(2) – P.169–176.
115. Dieterich, M, Bense, S., Stephan, T., Yousry, T.A., Brandt, T. fMRI signal increases and decreases in cortical areas during small-field optokinetic stimulation and central fixation // *Exp Brain Research* – 2003 – Vol. 148 – P. 117-127.
116. Dobie, T., McBride, D., Dobie Jr., T., May, J., The effects of age and sex on susceptibility to motion sickness. // *Aviation Space Environment Medicine* -2001 – Vol.72 – P.13–20.
117. Dreher, J., Berman, R., Fractionating the neural substrate of cognitive control processes // *Proceedings of the National Academy of Sciences* – 2002 – Vol. 99 (22) – P.14595–14600.
118. Dursteler, R.M., Wurtz, R.H., Newsome, W.T., Deficits in visual motion processing following ibotenic acid lesions of the middle temporal visual area of the macaque monkey // *J. Neurophysiol.*, - Vol57 – 1987 – P.1262 – 1287.

119. Deutschlander, A., Bense, S., Stephan, T., Schwaiger, T., Dieterich, M, Brandt, T., Roll vection versus linear vection: comparison of brain activations in PET // *Human Brain Mapping* – 2004 – Vol. 21(3) – P.143-153.
120. Ebenholtz, S.M., Motion sickness and oculomotor systems in virtual environments // *Presence: Teleoperators Virtual Environ* – Vol.1 – 1992 – P. 302–305.
121. Ebenholtz, S., Cohen M., Linder B., The possible role of nystagmus in motion sickness: a hypothesis. // *Aviation Space and Environmental Medicine* – 1994 – Vol. 65 – P.1032–1035.
122. Egan, D., Brennan, S., Barrett, J., Qiao, Y., Timmerer, C., Murray, N. An evaluation of Heart Rate and ElectroDermal Activity as an objective QoE evaluation method for immersive virtual reality environments // *Quality of Multimedia Experience (QoMEX), Eighth International Conference* – 2016 – P. 2-6.
123. Ehrsson, H.H., Kito, T., Sadato, N., Passingham, R.E., Naito, E., Neural substrate of body size: illusory feeling of shrinking of the waist // *PLoS Biol.* – 2005 – Vol.3 – P.412.
124. Eisenman, L., Motion sickness may be caused by a neurohumoral action of acetylcholine // *Medical Hypotheses* – 2009 – Vol. 73 – Issue 5 – P. 790-793.
125. Feenstra, P. J., Bos, J. E., Van Gent, R. N. H. W., A visual display enhancing comfort by counteracting airsickness. // *Displays* – 2011 – Vol. 32(4) – P.194-200.
126. Fernandez, C., Goldberg, J. Physiology of peripheral neurons innervating semicircular canals of the squirrel monkey. II. Response to sinusoidal stimulation and dynamics of peripheral vestibular system // *J. Neurophysiol.* – 1971 – Vol. 34 – P.661–675.
127. Fernandez, C., Schmidt ,R.M., Studies on habituation of vestibular reflexes. Effect of caloric stimulation in decorticated cats // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol* – 1962 - Vol.71 - № 2 - P. 299–320.

128. Fischer, M. H., Kornmüller, A. E., Optokinetisch ausgelöste Bewegungswahrnehmungen und optokinetischer Nystagmus // Journal für Psychologie und Neurologie (Leipzig) – 1930 Vol.41 – P.273–308.
129. Fischer, E., Bühlhoff, H. H., Logothetis, N. K., Bartels, A. Visual motion responses in the posterior cingulate sulcus: a comparison to V5/MT and MST// Cerebral Cortex – Vol.22(4) – 2012 – P.865 - 876.
130. Freeman, J., Avons, S. E., Meddis, R., Pearson, D. E., IJsselsteijn, W. I. Using behavioral realism to estimate presence: A study of the utility of postural responses to motion stimuli // Presence - Teleoperators and Virtual Environments – 2000 – Vol. 9(2) – P.149–164.
131. Fushiki, H., Takata, S., Watanabe, Y., Influence of fixation on circular vection // Journal of Vestibular Research – 2000 – Vol.10(3) –P.151-155.
132. Gibson, J. J., The perception of the visual world. Boston: Houghton M. - 1950.
133. Golding, J.F., Motion sickness susceptibility. // Auton. Neurosci. Basic Clin. – 2006 – Vol.129 – P.67–76.
134. Goldberg, J. M. The Implications of Discharge Regularity: My Forty-Year Peek into the Vestibular System // Perspectives on Auditory Research. – Springer New York – 2014 – P. 183-209.
135. Goodale, M.A., Milner, A.D., Jakobson, L.S., Carey, D.P., A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them // Nature – 1991 – Vol.349 – P.154–156.
136. Grant, K., Gueritaud, J.-P., Horcholle-Bossavit, G., Tyc-Dumont, S. Properties of vestibulo-ocular neurons. // Control of gaze of brain stem neurons. Baker R. and Berthoz A. eds. Amsterdam - N.Y., Elsevier Biomed. Press – 1977 – P. 235-242.
137. Graybiel, A., Clark, B., Zarriello, G., Observations on human subjects living in a “slow rotation room” for periods of two days // AMA. Arch. Neurol – 1960 - Vol. 3 – P.55-73.
138. Gregory, R. L. Perceptual illusions and brain models // Proceedings of the Royal Society. London – 1968 – Vol.171 – P.179-196.

139. Grigo, A., Lappe, M. An analysis of heading towards a wall // *Vision and Action*, eds L. R. Harris and M. Jenkin (Cambridge: Cambridge University Press) – 1998 – P.215–230.
140. Guitton, D., Buchtel, H. A., Douglas, R. M. Disturbances of voluntary saccadic eye movement mechanisms following discrete unilateral frontal lobe removals.// In G. Lennerstrand & E. L. Keller (Eds.), *Functional basis of ocular motility disorders* – 1982 – P.497– 499.
141. Gurnsey, R., Fleet, D., Potchin, C. Second-order motions contribute to vection // *Vision Research* – 1998 – Vol.38 – P.2801–2816
142. Hagura, N., Oouchida, Y., Aramaki, Y., Okada, T., Matsumura, M., Sadato, N., Naito, E., Visuokinesthetic perception of hand movement is mediated by cerebro-cerebellar interaction between the left cerebellum and right parietal cortex // *Cereb. Cortex* – 2009 – Vol.19 – P.176–186.
143. Hanes, D.A., McCollum, G. Perceptual centering of body segment orientation // *Journal of vestibular research* – 2006 – Vol.16 (3) – P. 75 – 91.
144. Henn, V. Mapping of the vestibular input onto the oculomotor system. // *ITeurosci. Letters, Suppl, I, Abstr. 2nd Europ. Neurosci. Meet. Florence, Sept. 4-9* – 1978 – P.114-114.
145. Henn, V., Yoiing, L.R., Finley, C., Vestibular nucleus units in alert monkeys are also influenced by moving visual fields // *Brain Res.* – 1974 - Vol. 71 – P.144-149.
146. Henriksson, N.G., Kohut, R., Fernandez, C., Studies on habituation of vestibular reflexes // *Acta Otolaryngol., Stockh.* – 1961 – Vol.53.№ 4–5 – P.333–349.
147. Helmholtz, H. von *Handbook of physiological optics*. Translated and reprinted – New York: Dover Press – 1962.
148. Held, R., Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination // *J. Nerv. Mental Disease* – 1961 - Vol.132 – P.26 – 32.
149. Hettlinger, L.J., Berbaum, K., Kennedy, R., Dunlap, W.P., Nolan, M.D., Vection and simulator sickness // *Military Psychol.* – 1990 – Vol.2 – P.171–181.

150. von der Heyde, M., Riecke, B. E., Embedding presence-related terminology in a logical and functional model // Proceedings of Fifth Annual Workshop Presented at the Presence, Porto – 2002 – P.37–52.
151. Holst, E., Relations between the central nervous system and the peripheral organs // Brit. J. Anim. Behav – 1954 - Vol.2. – P.89 – 94.
152. Holst, E. von., Mittelstaedt, H., Das reaffernzprinzip (Wechselwirkungen zwischen zentralnerven-system und peripherie) // Naturwissenschaften – 1950 – Vol.37 – P.464 – 476.
153. van der Hoorn, A., Beudel, M., DeJong, B.M., Interruption of visually perceived forward motion in depth evokes a cortical activation shift from spatial to intentional motor regions. // Brain Research. – 2010 – Vol. 1358 – P.160–171
154. Howard, I.P. Human visual orientation. New York, Engl.: J. Wiley – 1982.
155. Howard, I. P., The perception of posture, self motion, and the visual vertical. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), Sensory processes and perception // Vol. 1 of Handbook of human perception and performance – 1981 – P. 18.1–18.6.
156. Howard, I. P., Heckmann, T. Circular vection as a function of the relative sizes, distances, and positions of 2 competing visual-displays // Perception – 1989 – Vol. 18(5) – P.657–665.
157. Howarth, P., Hodder, S., Characteristics of habituation to motion in a virtual environment // Displays – 2008 – Vol.29 – P.117–123.
158. Howarth, P.A., Costello, P.J., The occurrence of virtual simulation sickness symptoms when an HMD was used as a personal viewing system. // Displays – 1997 – Vol.18 – P.107-116.
159. Hoyt, R., Lawson, B., McGee, H., Strompolis, M., McClellan, M., Modafinil as a potential motion sickness countermeasure // Aviat. Space Environ. Med. – 2009 – Vol. 80 – P. 709-715.
160. Hsu, J. L., Korndorffer, J. R., Brown, K. M. Force feedback vessel ligation simulator in knot-tying proficiency training. // The American Journal of Surgery – 2016 – Vol.211(2) – P.411-415.

161. Hu, S., Davis, M.S., Klose, A.H., Zabinsky, E.M., Meux, S.P., Jacobsen, H.A., Westfall, J.M., Gruber, M.B., Effects of spatial frequency of a vertically striped rotating drum on vection-induced motion sickness. // *Aviation Space Environment Medicine* – 1997 – Vol.68 – P. 306–311.
162. Iwamura, Y., Iriki, A., Tanaka, M., Bilateral hand representation in the postcentral somatosensory cortex // *Nature* – 1994 – Vol. 369 – P. 554–556.
163. Ji, J. T. T., So, R. H. Y., Cheung, R. T. F. Isolating the effects of vection and optokinetic nystagmus on optokinetic rotation-induced motion sickness // *Human Factors* – 2009 – Vol.51 – P. 739–751.
164. Jing, C. D. H., Competitive Series of Skills and Tricks in Wushu – the Main Way to Preserve and Develop Chinese Wushu // *Journal of Chehgdu psysical education institute* – 1998 - Vol. 1 – P.136-141.
165. Jurgens, R., Kliegl, K., Kassubek, J., Becker, W. Optokinetic circular vection: A test of visual-vestibular conflict models of vection nascency // *Experimental Brain Research* – 2016 – Vol.234 – P. 67–81.
166. Kano, C., The Perception of Self-Motion Induced by Peripheral Visual Information in Sitting and Supine Postures // *Ecological Psychology* – 1991 – Vol. 3(3) – P.241–252.
167. Kellogg, R., Kennedy, R., Graybiel, A., Motion sickness symptomatology of labyrinthine defective and normal subjects during zero gravity maneuvers. // *Aerospace Medicine* – 1965 - Vol.36 – P. 315–318.
168. Kennedy, R. S., Hettinger, L. J., Harm, D. L., Ordy, J. M., Dunlap, W. P., Psychophysical scaling of circular vection (CV) produced by optokinetic (OKN) motion: Individual differences and effects of practice // *Journal of Vestibular Research-Equilibrium & Orientation* – 1966 – Vol. 6(5) – P. 331–341.
169. Kennedy, R., Lane, N., Kevin, S., Berbaum, M., Lilienthal, M. Simulator Sickness Questionnaire: An Enhanced Method for Quantifying Simulator Sickness // *The International Journal of Aviation Psychology* – 1993 – Vol.4 – P. 203-220.

170. Kileny, P., Ryu, J.H., McCabe, B.F., Abbas, P.J., Neuronal habituation in the vestibular nuclei of the cat // *Acta Otolaryngol.*, Stockh. – 1980 – Vol.90, № 3–4 – P.175–183.
171. Kim, J., Chung, C., Nakamura, S. Palmisano, S., Khuu, S., The oculus rift: a costeffective tool for studying visual-vestibular interactions in self-motion perception // *Front. Psychol.* – Vol. 6 (248) – 2015 – P.1–7.
172. Kim, J., Palmisano, S., Eccentric gaze dynamics enhance illusory self- motion in depth. *J. Vis* – 2010 – Vol.10 – P.1–11.
173. Kirschbaum, C., Pirke, K.M., Hellhammer, D.H., The trier social stress test – a tool for investigating psychobiological stress responses in a laboratory setting. // *Neuropsychobiology* – 1993 - Vol.28 - P.76–81.
174. Kitazaki, M., Sato, T., Attentional modulation of self-motion perception // *Perception* – 2003 – Vol. 32(4) – P.475–484.
175. Keshavarz, B., Berti, S., Integration of sensory information precedes the sensation of vection: A combined behavioral and event-related brain potential (ERP) study // *Behavioural Brain Research* – 2014 – Vol. 259(1) – P.131-136.
176. Kleinschmidt, A., Thilo, K., Buchel, C., Gresty, M., Bronstein, A., Richard, S., Frackowiak, R. Neural Correlates of Visual-Motion Perceptionas Object- or Self-motion // *NeuroImage* – 2002 – Vol.16 – P.873–882.
177. Klosterhalfen, S., Pan, F., Kellermann, S., Enck, P., Gender and Race as Determinants of Nausea Induced by Circular Vection // *Gender Medicine* – 2006 - Vol. 3(3) – P.171 – 177.
178. Knill, D. C., Richards, W., Perception as Bayesian inference. Cambridge University Press – 1996.
179. Koch, K.L., Summy-Long, J.O., Bingaman, S., Sperry, N., Stern, R.M., Vasopressin and Oxytocin Responses to Illusory Self-Motion and Nausea in Man // *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* – 1990 – Vol.71(5) – P.1269-1275.
180. Kornilova, L.N., Temnikova, V.V., Sagalovitch, S.V., Aleksandrov, V.V., Yakushev, A.G., Effect of otoliths upon function of the semicircular canals after

- long-term stay under conditions of microgravitation // *Physiological Journal* – 2007 – Vol.93 - № 2 - P.128-138
181. Kovács, G., Raabe, M., Greenlee, M. W., Neural correlates of visually induced self-motion illusion in depth. // *Cereb. Cortex* – 2006 – Vol. 18 – P.1779–1787.
 182. Kowler, E., The role of visual and cognitive processes in the control of eye movement // *Eye movements and their role in visual and cognitive processes* / Ed. by E. Kowler. Elsevier – 1990 – P.1-69.
 183. Lackner, J. R. Induction of Illusory Self-Rotation and Nystagmus by a Rotating Sound-Field // *Aviation Space and Environmental Medicine* – 1977 – Vol. 48(2) – P.129–131.
 184. Lambreya, S., Viaud-Delmonb, I., Berthoz, A., Influence of a sensorimotor conflict on the memorization of a path traveled in virtual reality // *Cognitive Brain Research* – 2002 – Vol.14 – P.177–186.
 185. Larsson, P., Västfjäll, D., Kleiner, M., Perception of Self-motion and Presence in Auditory Virtual Environments. // *Proceedings of Seventh Annual Workshop Presence* – 2004 – P.252–258.
 186. Lawson, B. Motion sickness symptomatology and origins. // *Handbook of Virtual Environments: Design, Implementation, and Applications*, eds K. S. Hale and K. M. Stanney – 2015 – P.532–587.
 187. Lepecq, J. C., Jouen, F. Dubon, D., The effect of linearvection on manual aiming at memorized directions of stationary targets // *Perception* – 1993 – Vol.22 (1) – P.49–60.
 188. Lien, H. C., Sun, W. M., Chen, Y. H., Kim, H., Hasler, W., Owyang, C., Effects of ginger on motion sickness and gastric slow-wave dysrhythmias induced by circularvection // *American Journal of Physiology-Gastrointestinal and Liver Physiology* – 2003 – Vol. 284(3) – P.481-489.
 189. Lindvall, H.F. Vertigo and nystagmus responses to caloric stimuli repeated at short intervals // *Acta Otolaryngol., Stockh.* – 1961 – Vol. 53, № 1 – P.33–44.
 190. Ludwigh, E. Possible role of proprioception in the extraocular muscles // *Arch. Ophthalmol* – 1952 - Vol.48 - P.436 – 441.

191. Mach, E. Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. // Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig – 1875.
192. MakKay, D.M. Voluntary eye movements as a questions // Cerebral control of eye movements / Ed. By J.Dichgans, E. Bizzi. Bibliotheca Ophtalmologica – 1972 - Vol.82 – P.369 – 376.
193. Mantini, D., Corbetta, M., Romani, G.L., Orban, G.A., Vanduffel, W., Evolutionarily novel functional networks in the human brain? // J. Neurosci. – 2013 – Vol.33 – P.3259–3275.
194. Marcus, R. N., Owen, R., Kamen, L., Manos, G., McQuade, R. D., Carson, W. H., Aman, M. G. A placebo-controlled, fixed-dose study of aripiprazole in children and adolescents with irritability associated with autistic disorder. // Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry – 2009 – Vol.48(11) – P.1110-1119.
195. Matin, L. Eye movements and perceives visual direction // Handbook of sensory physiology. V. VII/4. Visual psychophysichs / Ed. By D. Jameson, L.M. Hurvich. Heidelberg; New York – 1972 – P.331 – 380.
196. May, M. Cognitive and embodied modes of spatial imagery. // Psychol. Beitr. – 1996 – Vol.38 – P.418–434.
197. McCauley, M.E., Sharkey, T.J., Cybersickness: perception of motion in virtual environments. // Presence: Teleoperators Virtual Environ. – 1992 – Vol.1(3) – P. 311–318.
198. Menshikova, G., Zinchenko, Y., Kovalev, A., Shaigerova, L., Postnonclassical methodology and application of virtual reality technologies in social research // Psychology in Russia: State of the Art. — 2015. — Vol. 8, no. 4. — P. 58–69
199. Merfeld, D. M., Zupan, L. H., Neural processing of gravitoinertial cues in humans. III. Modeling tilt and translation responses // Journal of Neurophysiology – 2002 – Vol. 87(2) – P.819–833.

200. Mergner, T., Schweigart, G., Kolev, O., Hlavacka, F., Becker, W., Visual-vestibular interaction for human ego-motion perception. // In T. Mergner & F. Hlavacka (Eds.), *Multisensory Control of Posture* - 1995 – P.157–167.
201. Miles, L. K., Karpinska, K., Lumsden, J., Macrae, C. N., The meandering mind: Vection and mental time travel. // *PLoS One* – 2009 – Vol.5(5) – P.10825.
202. Money, K.E., Lackner, J.R., Cheung, R.S.K., The autonomic nervous system and motion sickness // In: Yates, B.J., Miller, A.D. (Eds.), *Vestibular Autonomic Regulation*. CRC Press, Boca Raton, FL – 1996 – P. 147–173.
203. Morita, T., Saito, D., Ban, M., Shimada, K., Okamoto, Y., Kosaka, H., Okazawa, H., Asada, M., Naito, E., Shared right inferior fronto-parietal substrates for corporeal awareness and self-identification. // the Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Hawaii – 1995 – P.4195.
204. Morrone, M.C., Tosetti, M., Montanaro, D., Fiorentini, A., Cioni, G., Burr, D.C., A cortical area that responds specifically to optic flow, revealed by fMRI // *Nat. Neurosci.* – 2000 – Vol.3 – P.1322–1329.
205. Moser, M. B., Rowland, D. C., Moser, E. I., Place cells, grid cells, and memory. // *Cold Spring Harbor perspectives in biology* – 2015 – Vol.7(2) – P.021808.
206. Moss, J.D., Muth, E.R., Characteristics of head-mounted displays and their effects on simulator sickness. // *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society* – 2011 – Vol.53 – P.308-319.
207. Mullen, N.W., Weaver, B., Riendeau, J.A., Morrison, L.E., Bedard, M., Driving performance and susceptibility to simulator sickness: are they related? // *American Journal of Occupational Therapy* – 2010 – Vol.64(2) – P.288–295.
208. Murray, J.B., Psychophysiological aspects of motion sickness. // *Percept. Mot. Skill* – 1997 – Vol.85 – P.1163-1167.
209. Naito, E., Scheperjans, F., Eickhoff, S.B., Amunts, K., Roland, P.E., Zilles, K., Ehrsson, H.H., Human superior parietal lobule is involved in somatic perception of bimanual interaction with an external object. // *J. Neurophysiol.* – 2008 – Vol.99 – P.695–703.

210. Nakamura, S., Shimojo, S., Critical role of foreground stimuli in perceiving visually induced self-motion (vection) // Perception – 1999 – Vol. 28(7) – P. 893–902.
211. Nakamura, S., Effects of spatial arrangement of visual stimulus on inverted self-motion perception induced by the foreground motion: examination of OKN-suppression hypothesis // Vision Research – 2004 – Vol. 44(16) – P.1951–1960.
212. Nakagawa, S., Nishiike, S., Tonoike, M., Takeda, N., Kubo, T. Measurements of brain magnetic fields associated with apparent self-motion // International Congress Series – 2002 – Vol.1232 – P.367–371.
213. Nichols, S., Patel, H., Health and safety implications of virtual reality: A review of empirical evidence. // Applied Ergonomics – 2002 – Vol. 33(3) – P.251-271.
214. Nishiike, S., Nakagawa, S., Nakagawa, A., Uno, A., Tonoike, M., Takeda, N., Magnetic cortical responses evoked by visual linear forward acceleration // Neuroreport – 2002 – Vol. 13 – P.1805–1808.
215. Norman, J., Two visual systems and two theories of perception // Behav. Brain Res – 2002 – Vol. 25 – P.73–144.
216. Ogawa, M., Ito, H., Seno, T. Vection is unaffected by circadian rhythms // Psychology – 2015 – Vol. 6 – P.440–446.
217. Ohmi, M., Howard, I. P., Effect of stationary objects on illusory forward self-motion induced by a looming display // Perception – 1988 – Vol.17 – P.5–12.
218. Ohmi, M., Sensation of self-motion induced by real-world stimuli. // Selection and Integration of Visual Information: Proceedings of the International Workshop on Advances in Research on Visual Cognition, Tsukuba, Japan, December 8-11, 1999 – P.175-181.
219. Palmisano, S. Perceiving self-motion in depth: The role of stereoscopic motion and changingsize cues // Perception & Psychophysics – 1996 – Vol. 58 – P. 1168–1176.
220. Palmisano, S., Consistent stereoscopic information increases the perceived speed of vection in depth // Perception – 2002 – Vol.31 – P.463–480.

221. Palmisano, S., Allison, R. S., Howard, I. P. Illusory scene distortion occurs during perceived self-rotation in roll // *Vision Research* – 2006 – Vol. 46 – P.4048–4058.
222. Palmisano, S., Allison, R. S., Kim, J., Bonato, F. Simulated viewpoint jitter shakes sensory conflict accounts of vection // *Seeing & Perceiving* – Vol.24, - P.173–200.
223. Palmisano, S., Allison, R., Schira, M., Barry, R., Future challenges for vection research: definitions, functional significance, measures and neural bases // *Front. Psychol. (Perception Sci.)* – 2015 – Vol. 6(193) – P.1–15.
224. Palmisano, S., Chan, A. Y. C. Jitter and size effects on vection are immune to experimental instructions and demands // *Perception* – 2004 – Vol.33 – P.987–1000.
225. Palmisano, S., Gillam, B. Stimulus eccentricity and spatial frequency interact to determine circular vection // *Perception* – 1998 – Vol. 27(9) – P.1067–1077.
226. Palmisano, S., Kim, J. Effects of gaze on vection from jittering, oscillating, and purely radial optic flow // *Attention, Perception, & Psychophysics* – 2009 – Vol. 71 – P.1842–1853.
227. Palmisano, S., Kim, J., Freeman, T. C. A., Horizontal fixation point oscillation and simulated viewpoint oscillation both increase vection in depth // *Journal of Vision* – 2012 – Vol. 12 – P.1–14.
228. Palmisano, S., Pinniger, G. J., Ash, A., Steele, J. R., Effects of simulated viewpoint jitter on visually induced postural sway // *Perception* – 2009 – Vol. 38 – P. 442–453.
229. Palmisano, S., Summersby, S., Davies, R. G., Kim, J., Stereoscopic advantages for vection induced by radial, circular, and spiral optic flows // *Journal of Vision* – 2016 – Vol. 16 – P.1-19.
230. Pitzalis, S., Sereno, M. I., Committeri, G., Fattori, P., Galati, G., Patria, F., Human v6: the medial motion area. // *Cerebral Cortex* – 2010 –Vol. 20 – P.411–424.

231. Peterka R, Black F, Schoenhoff M., Optokinetic and vestibulo-ocular reflex responses to an unpredictable stimulus // *Aviat Space Environ Med* – 1987 – Vol. 58(9 Pt 2) – P.A180–5.
232. Petrosini L., Troiani D., Manni, E., Convergence of afferent impulses from individual semicircular canals on pontine reticular units // *Arch. Ital. Biol.* – 1975 - Vol. 113 – P.63-78.
233. Precht, W. The functional synaptology of brainstem oculomotor pathways // In: *Control of gaze by brain stem neurons.* Baker R. and Berthoz A. eds. Amsterdam-ILY., Elsevier Biomed. Press – 1977 – P.131-142.
234. Presson, C. C., Montello, D. R., Updating after rotational and translational body movements: coordinate structure of perspective space // *Perception* – 1994 – Vol. 23 – P.1447–1455.
235. Previc, F.H., Liotti, M., Blakemore, C., Beer, J., Fox, P., Functional imaging of brain areas involved in the processing of coherent and incoherent wide field-of-view visual motion. // *Exp. Brain Res.* – 2003 – Vol.131 – P.393–405.
236. Prothero, J.D., The role of rest frames in vection, presence and motion sickness. // PhD thesis, University of Washington, USA – 1998.
237. Purkinje, J.E. *Neue Beiträge zur Kenntniss des Sehens in Subjectiver Hinsicht* // Reimer, Berlin – 1825 – P.109–110.
238. Post, R. B., Circular vection is independent of stimulus eccentricity // *Perception* – 1988 – Vol.17 – P.737–744.
239. Pyykko, I., Schalen, L., Jantti, V., Magnusson, M., A reduction of vestibulo-visual integration during transdermally administered scopolamine and dimenhydrinate. A presentation of gain control theory in motion sickness. // *Acta Otolaryngol Suppl* – 1984 – Vol. 406 – P.167–73.
240. Rayner, K. Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. // *Psychological Bulletin* – 1998 – Vol. 124 – P. 372– 422.
241. Rayner, K., Li, X., Williams, C. C., Cave, K. R., & Well, A. D. (2007). Eye movements during information processing tasks: Individual differences and cultural effects. *Vision research*, 47(21), 2714-2726.

242. Reason, J.T., (1978). Motion sickness adaptation: a neural mis-match model. *Journal of the Royal Society of Medicine*, Vol. 71(11), P.819 – 829.
243. Regan, E., Price, K., Some side-effects of immersion virtual reality: the effects of increasing head movements, of rapid interaction, and of seating subjects // *Army Personnel Research Establishment – 1993 – Vol. 93 – P.22.*
244. Reymond, G., Droulez, J., Kemeny, A., Visuovestibular perception of self-motion modeled as a dynamic optimization process // *Biological Cybernetics – 2002 – Vol. 87(4) – P.301–314.*
245. Riecke B., Schulte-Pelkum J, Avraamides, M.N., Bühlhoff, H.H., Enhancing the visually induced self-motion illusion (vection) under natural viewing conditions in virtual reality // *Proceedings of 7th workshop presence – 2004 – P.125–132.*
246. Riecke, B., Schulte-Pelkum, J., Avraamides, M.N., Heyde, M., Bühlhoff, H.H., Cognitive factors can influence self-motion perception (vection) in virtual reality. // *ACM Trans Appl Percept (TAP) – 2006 – Vol. 3(3) – P.194–216.*
247. Riecke, B., Väljamäe, A, Schulte-Pelkum, J., Moving sounds enhance the visuallyinduced self-motion illusion (circular vection) in virtual reality // *ACM Trans Appl Percept – 2009 – Vol. 6(2) – P.1–27.*
248. Riecke, B. E. Compelling self-motion through virtual environments without actual self-motion – using self-motion illusions (“vection”) to improve user experience in VR // in *Virtual Reality*, ed. J.-J. Kim – 2011 – P.149–176
249. Riecke, B. E., Feuereissen, D., Rieser, J. J., McNamara, T. P., Self-motion illusions (vection) in vrare they good for anything? // In *Virtual Reality Short Papers and Posters (VRW) – 2012 – P.35–38.*
250. Riecke, B., Jordan J., Comparing the effectiveness of different displays in enhancing illusions of self-movement (vection) // *Front. Psychol. – 2015 – Vol. 6 – P.713.*
251. Rieser, J. J., Access to knowledge of spatial structure at novel points of observation // *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn – 1989 – Vol. 15 – P.1157–1165.*

252. Riedel, E., Stephan, T., Deutschländer, A., Kalla, R., Wiesmann M., Dieterich, M., Brandt, T., Imaging the visual autokinetic illusion with fMRI // *NeuroImage* – 2005 – Vol. 27(1) – P.163-166,
253. Riccio, G.E., Stoffregen, T.A., An ecological theory of motion sickness and postural instability // *Ecological Psychology* – 1991 – Vol. 3(3) – P.195–240.
254. Sasaki, K., Seno, T., Yamada, Y., Miura, K. Emotional sounds influence vertical vection // *Perception* – 2012 – Vol. 41 – P.875–877.
255. Schlack, A., Hoffmann, K.P., Bremmer, F., Interaction of linear vestibular and visual stimulation in the macaque ventral intraparietal area (VIP) // *European Journal of Neuroscience* – 2002 – Vol. 16 – P.1877-1886.
256. Seno, T., Kawabe, T., Ito, H., Sunaga, S., Vection modulates emotional valence of autobiographical episodic memories // *Cognition* – 2013 – Vol. 126, Issue 1 – P.115-120.
257. Seno, T., Palmisano, S., Hiroyuki, I., Independent modulation of motion and vection aftereffects revealed by using coherent oscillation and random jitter in optic flow // *Vision Research* – 2011 – Vol. 51, Issues 23–24 – P.2499-2508.
258. Seno, T., Sawai, K., Kanaya, H., Wakebe, T., Ogawa, M., Fujii, Y., Palmisano, S., The Oscillating potential model of visually induced vection // *i-Perception* – 2017 – P.1-24.
259. Seya, Y., Shinoda, H., Nakaura, Y. Up-down asymmetry in vertical vection // *Vision Research* – 2015 – Vol. 117 – P.16–24.
260. Seya, Y., Tsuji, T., Shinoda, H., Effect of depth order on linear vection with optical flows // *i-Perception* – 2014 – Vol.5 – P.630–640.
261. Seya, Y., Yamaguchi, M., Shinoda, H., Single stimulus color can modulate vection // *Frontiers in Psychology* – 2015 – Vol. 6 – P.1–12.
262. Shirai, N., Imura, T., Tamura, R., Seno, T. Stronger vection in junior high school children than in adults // *Frontiers in Psychology* – 2014 – Vol. 5 – P. 1–6.
263. Shirai, N., Seno, T., Morohashi, S., More rapid and stronger vection in elementary school children compared with adults // *Perception* – 2012 – Vol. 41 – P. 1399–1402.

264. Schulte-Pelkum, J., Riecke, B. E., An integrative approach to presence and self-motion perception research. // In W. IJsselsteijn, J. Freeman, & F. Biocca (Eds.), *Handbook of Presence* – 2007.
265. Skavenski, A.A. Inflow as a source of extraretinal eye position information // *Vision Res.* – 1972 – Vol.12 – P.221 – 229.
266. Shebilske, W.L. An ecological efference mediation theory of natural event perception // *Issues in perception and action.* Hillsdale – 1985 – P.183- 301.
267. Slater, M., Steed, A., McCarthy, J., Maringelli, F., The influence of body movement on subjective presence in virtual environments // *Human Factors* – 1998 – Vol. 40(3) – P.469–477.
268. Slobounov, S., Teel, E., Newell, K., Modulation of cortical activity in response to visually induced postural perturbation: Combined VR and EEG study // *Neuroscience Letters* – 2003 – Vol. 547 – P.6-9.
269. Smith, A. T., Wall, M. B., and Thilo, K. V. Vestibular inputs to human motion-sensitive visual cortex // *Cereb. Cortex* – 2012 – Vol.22 – P.1068–1077.
270. Spiegel, E.A. Role of vestibular nuclei in the cortical innervation of the eye muscles. // *Arch. Neurol.Psychiatr.* – 1933 – Vol. 29 – P.1084-1097.
271. Spielberger, C.D., *Manual for the State-Trait Anxiety Inventory, (Form Y) (Self-Evaluation Questionnaire)* // Consulting Psychologist Press, Palo Alto – 1983.
272. Stanney, K.M., Hash, P., Locus of user-initiated control in virtual environments: influences on cybersickness // *Presence: Teleoperators in Virtual Environments* – 1998 – Vol. 7 – P. 447–459.
273. van der Steen, F., *Self-motion perception.* // Ph.D. thesis, Delft University of Technology – 1998.
274. Stern, R., Hu S., Anderson, R., Leibowitz, H., Koch, K., The effects of fixation and restricted visual field on vection-induced motion sickness // *Aviation Space and Environmental Medicine* – 1998 – Vol. 61 – P.712–715.
275. Strange, B. A., Witter, M. P., Lein, E. S., Moser, E. I., Functional organization of the hippocampal longitudinal axis // *Nature Reviews Neuroscience* – 2014 – Vol. 15(10) – P.655-669.

276. Sugiura, M., Sassa, Y., Jeong, H., Miura, N., Akitsuki, Y., Horie, K., Sato, S., Kawashima, R., Multiple brain networks for visual self-recognition with different sensitivity for motion and body part // *Neuroimage* – 2006 – Vol. 32 – P.1905–1917.
277. Tanahashi, S., Ujike, H., Ukai, K. Visual rotation axis and body position relative to the gravitational direction: Effects on circular vection // *i-Perception* – 2012 – Vol. 3 – P.804–819.
278. Tanaka, N., Takagi, H., Virtual reality environment design of managing both presence and virtual reality sickness. // *Journal of physiological anthropology and applied human science* – 2004 – Vol. 23(6) – P. 313-317.
279. Taoka, M., Toda, T., Iwamura, Y., Representation of the midline trunk, bilateralarms, and shoulders in the monkey postcentral somatosensory cortex. // *Exp. BrainRes* – 1998 – Vol. 123 – P.315–322.
280. Tarita-Nistor, L., Gonza'lez, E. G., Markowitz, S. N., Lillakas, L., Steinbach, M. J., Increased role of peripheral vision in self-induced motion in patients with age-related macular degeneration // *Investigative Ophthalmology & Visual Science* – 2008 – Vol. 49 – P.3253–3258.
281. Telban, R. J., Cardullo, F. M., An integrated model of human motion perception with visual-vestibular interaction. // In *AIAA Modeling and Simulation Technologies Conference and Exhibit* – 2001 – P. 1–11.
282. Telford, L., Frost, B. J., Factors affecting the onset and magnitude of linear vection // *Perception & Psychophysics* – 1993 – Vol. 53 – P.682–692.
283. Telford, L., Spratley, J., Frost, B. J. Linear vection in the central visual field facilitated by kinetic depth cues // *Perception* – 1992 – Vol. 21 – P.337–349.
284. Thilo, K.V., Kleinschmidt, A., Gresty, M.A. Perception of self-motion from peripheral optokinetic stimulation suppresses visual evoked responses to central stimuli // *J. Neurophysiol* – 2003 – Vol. 90 – P.723–730.
285. Thurrell, A., Bronstein, A., Vection increases the magnitude and accuracy of visually evoked postural responses // *Experimental Brain Research* – 2002 - Vol. 147(4) – P.558-560.

286. Tokumaru, O., Kaida, K., Ashida, H., Yoneda, I., Tatsuno, J. EEG topographical analysis of spatial disorientation. // *Aviat. Space Environ. Med.* – 1999 – Vol. 70 – P. 256–263.
287. Treisman, M., Motion sickness: an evolutionary hypothesis // *Science* – 1977 – Vol. 197 – P. 493–495.
288. Trutoiu, L., Mohler, B., Schulte-Pelkum, J., Bulthoff, H., Circular, linear, and curvilinear vection in a large-screen virtual environment with floor projection // *Computers & Graphics* – 2009 – Vol. 33 – P. 47–58.
289. Uddin, L.Q., Kaplan, J.T., Molnar-Szakacs, I., Zaidel, E., Iacoboni, M., Self-facerecognition activates a frontoparietal mirror network in the right hemisphere: an event-related fMRI study // *Neuroimage* – 2005 – Vol. 25 – P. 926–935.
290. Ungerleider, L. G., Mishkin, M., Two cortical visual systems. // In M. A. Ingle, M. A. Goodale, & J. W. Mansfield (Eds.), *Analysis of visual behavior*. Cambridge: The MIT Press – 1982.
291. Våljamäe, A., Larsson, P., Västfjäll, D., Kleiner, M., Sonic self-avatar and self-motion in virtual environments. // In *Proceedings of the 8th Annual Workshop of Presence*, London, England – 2005.
292. Villard, S.J., Flanagan, M.B., Albanese, G.M., Stoffregen, T.A., Postural instability and motion sickness in a virtual moving room. // *Human Factors* – 2009 – Vol.50 (2) – P. 332–345.
293. Wada, A., Sakano, Y., Ando, H. Differential Responses to a Visual Self-Motion Signal in Human Medial Cortical Regions Revealed by Wide-View Stimulation // *Frontiers in psychology*. – 2016. – Vol. 7 – P.43-51.
294. Waespe W., Henn, V. Thresholds for optokinetic and vestibular stimulation in neurons of the vestibular nuclei of alert monkeys // *Pflugers Arch. Ges. Physiol., Suppl.* – 1977 – Vol. 386 – P.45.
295. Wall, M. B., Smith, A. T. The representation of egomotion in the human brain // *Curr. Biol.* – 2008 – Vol. 18 – P.191–194.
296. Wang, R. F., Beyond imagination: perspective change problems revisited. // *Psicológica* – 2005 – Vol.26 – P.25–38.

297. Warren, W., The dynamics of perception and action // *Psychophysiological Review* – 2006 – Vol. 113(2) – P.113-124.
298. Warwick-Evans, L., Symons, N., Fitch, T., Burrows, L., Evaluating sensory conflict and postural instability theories of motion sickness // *Brain Research Bulletin* – 2015 – Vol. 47 - Issue 5 – P. 465-469.
299. Watson, S. J., Akil, H., Fischli, W., Goldstein, A., Zimmerman, E., Nilaver, G., van Wimersma Griedanus, T. B., Dynorphin and vasopressin: common localization in magnocellular neurons // *Science* – 1982 – Vol. 216 (4541) – P. 85-87.
300. Wertheim, A. H., Motion perception during self-motion - the direct versus inferential controversy revisited // *Behavioral and Brain Sciences* – 1994 – Vol. 17(2) – P.293–311.
301. Wolfe, J.W. Evidence for control of nystagmic habituation by foliumtuber vermis and fastigial nuclei // *Acta Otolaryngol, Stockh.* – 1968 – Vol. 231 – P. 1–48.
302. Wong, S. C. P., Frost, B. J., The effect of visual-vestibular conflict on the latency of steady-state visually induced subjective rotation // *Perception & Psychophysics* – 1981 – Vol.30(3) – P.228–236.
303. Yates B., Miller A., Lucot J., Physiological basis and pharmacology of motion sickness, an update // *Brain Res. Bull* – 1998 – Vol. 47 – P. 395–406.
304. Yarbus, A. L., Eye movements and vision. New York: Plenum Press – 1967.
305. Zacharias, G. L., Young, L. R., Influence of combined visual and vestibular cues on human perception and control of horizontal rotation // *Experimental Brain Research* – 1981 – Vol. 41 – P.159–171.
306. Zeki, S.M., Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey // *J. Physiol.* – 1974 – Vol. 236 – P. 549 – 573.
307. Zupan, L., Merfeld, D., Darlot, C., Using sensory weighting to model the influence of canal, otolith and visual cues on spatial orientation and eye movements // *Biological Cybernetics* – 2002 – Vol.86(3) – P.209–230.

Приложение №1. Пример расчёта общего балла опросника «Симуляторные расстройства»

	Не ощущаю	Незначительно	Умеренно	Сильно
Чувство дискомфорта	X			
Утомление		X		
Головная боль		X		
Напряжение глаз			X	
Сложность фокусировки				X
Повышение слюноотделения	X			
Сухость во рту		X		
Потливость		X		
Тошнота			X	
Сложность концентрации		X		
«Тяжёлая голова»	X			
Зрение расплывается	X			
Головокружение при открытых глазах		X		
Головокружение при закрытых глазах			X	
Ощущение вращения окружающего мира			X	
Боль в животе	X			
Отрыжка	X			
Др. ощущения				
Расчёт общего балла (Total score)				
«Не ощущаю» - 0 «Незначительно ощущаю» - 1 «Умеренно ощущаю» - 2 «Сильно ощущаю» - 3				
Значение фактора «тошнота» (N): $N=(0+0+1+1+2+1+0+0) \times 9,54=47,7$ Значение глазодвигательного фактора (O): $O=(0+1+1+2+3+1+0) \times 7,58=60,64$ Значение фактора «потеря ориентации» (D): $D=(3+2+0+0+1+2+2) \times 13,92=139,92$ Значение общего балла (TS): $TS=(N+O+D) \times 3,74=928,5$				

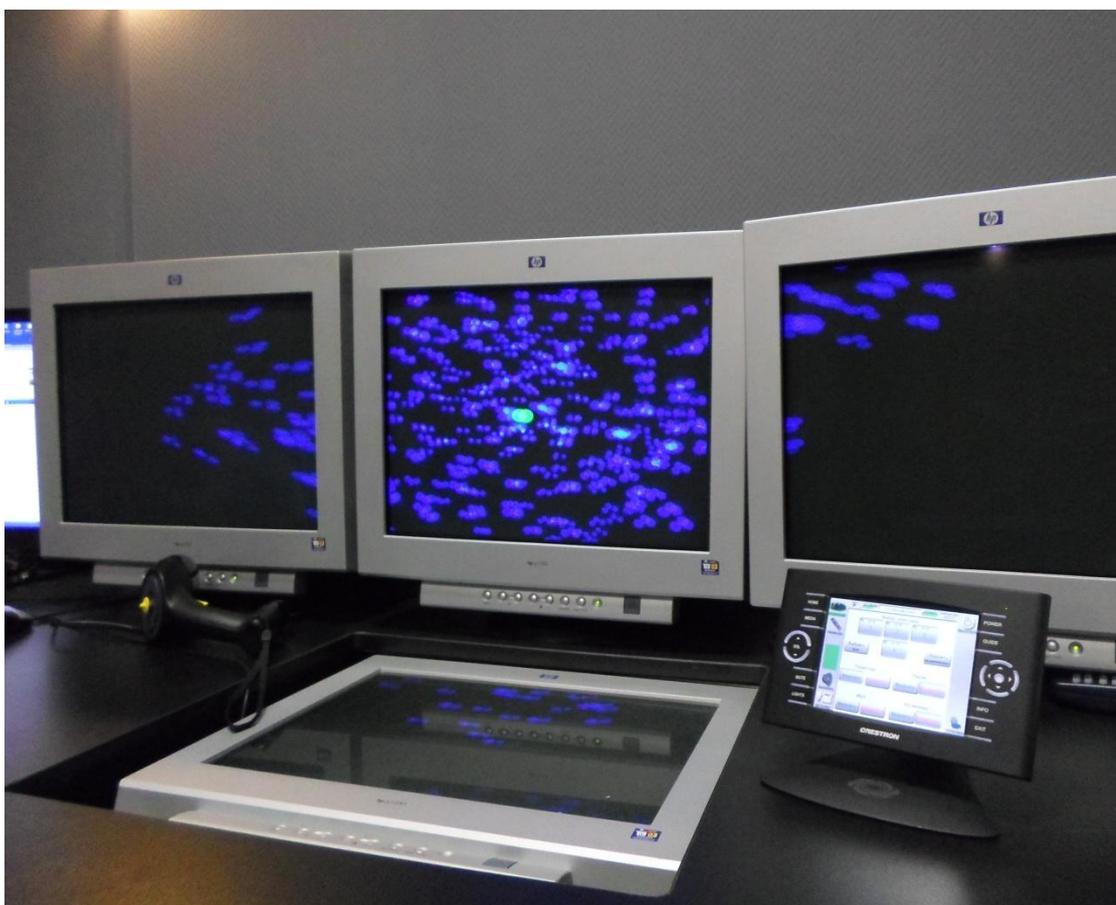
Приложение №2. Общий вид и отдельные элементы системы виртуальной реальности CAVE.



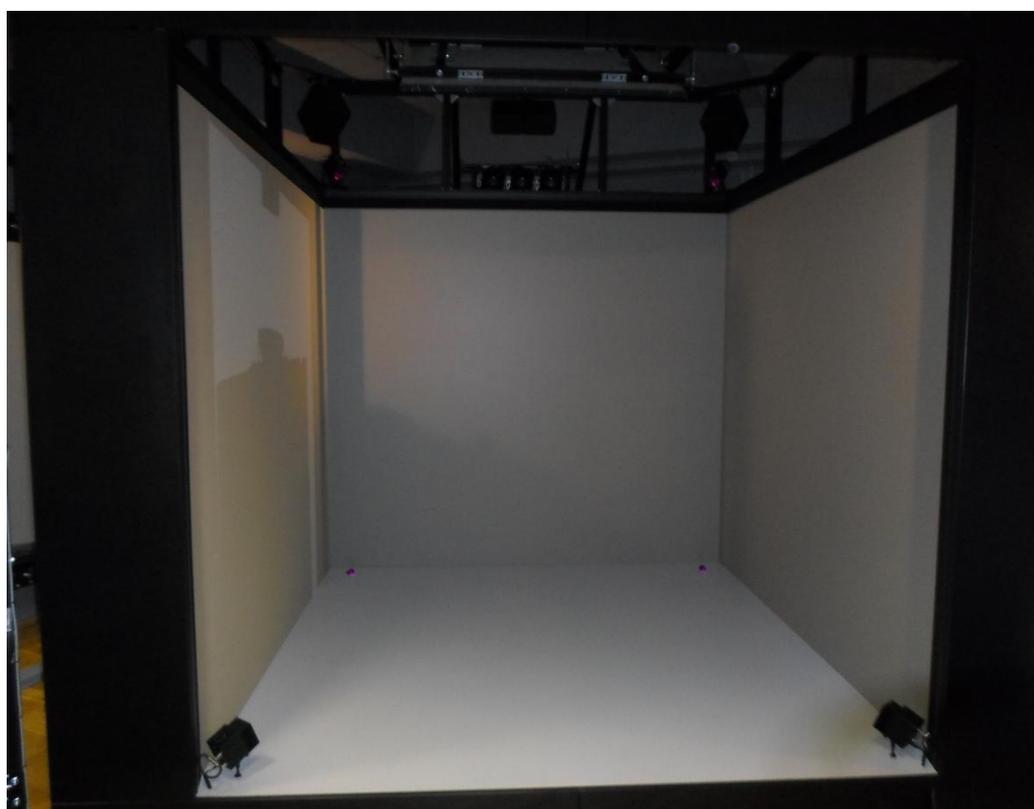
Проектор Варсо и комплекс графического сопровождения



Систем трекинга местоположения испытуемого ART-DTrack

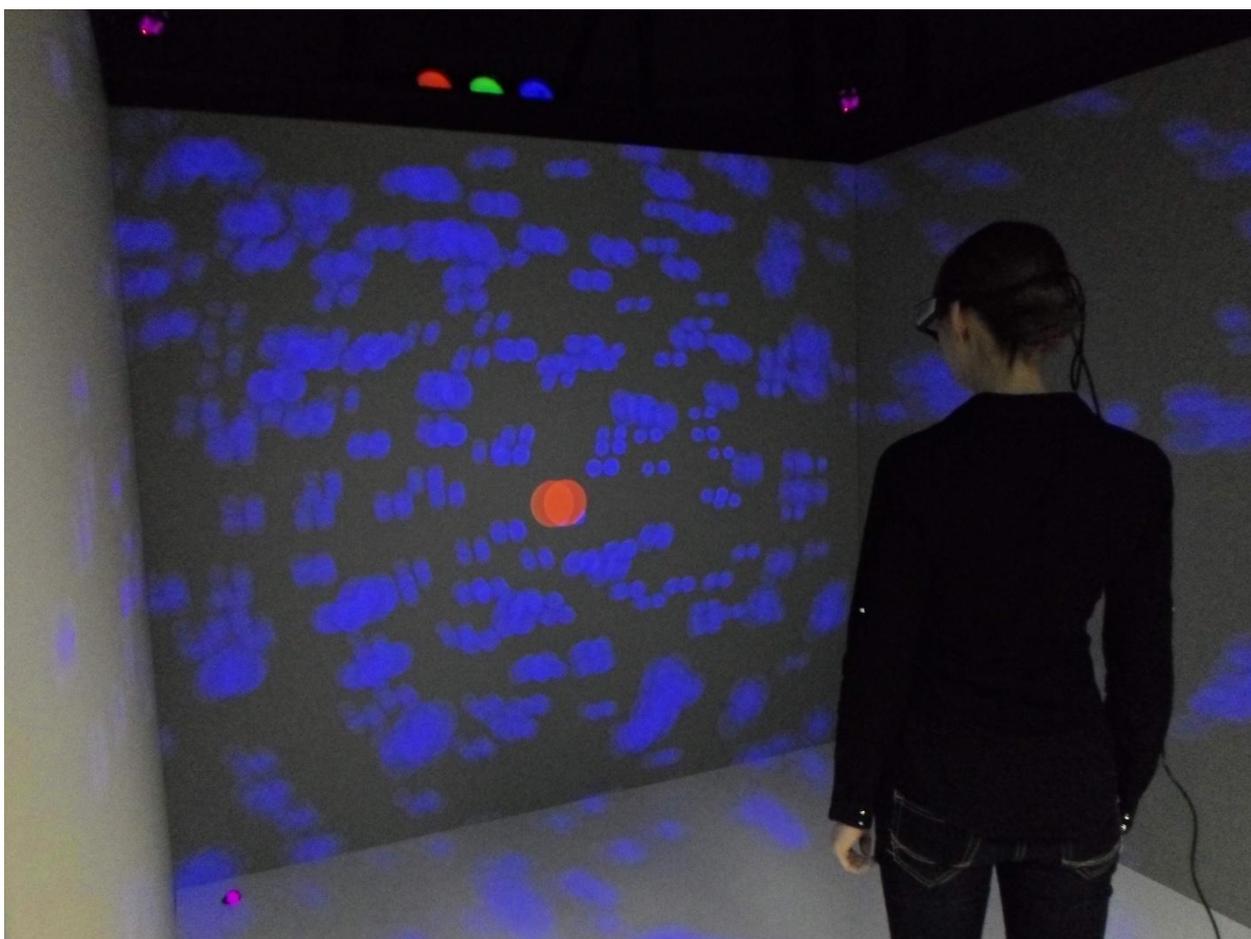


Комплекс мониторов для параллельного отображения графической информации

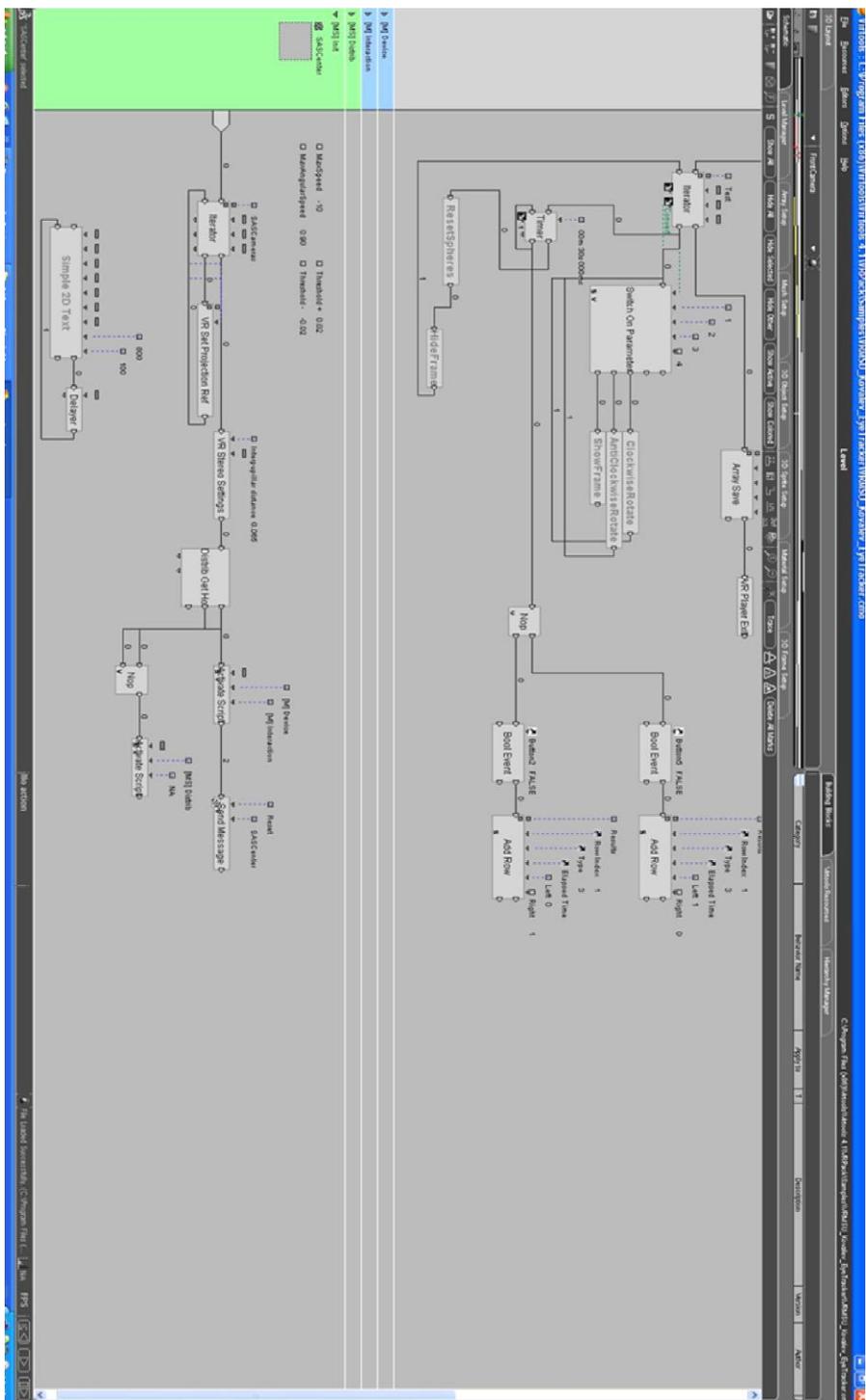


Общий вид установки виртуальной реальности CAVE-system

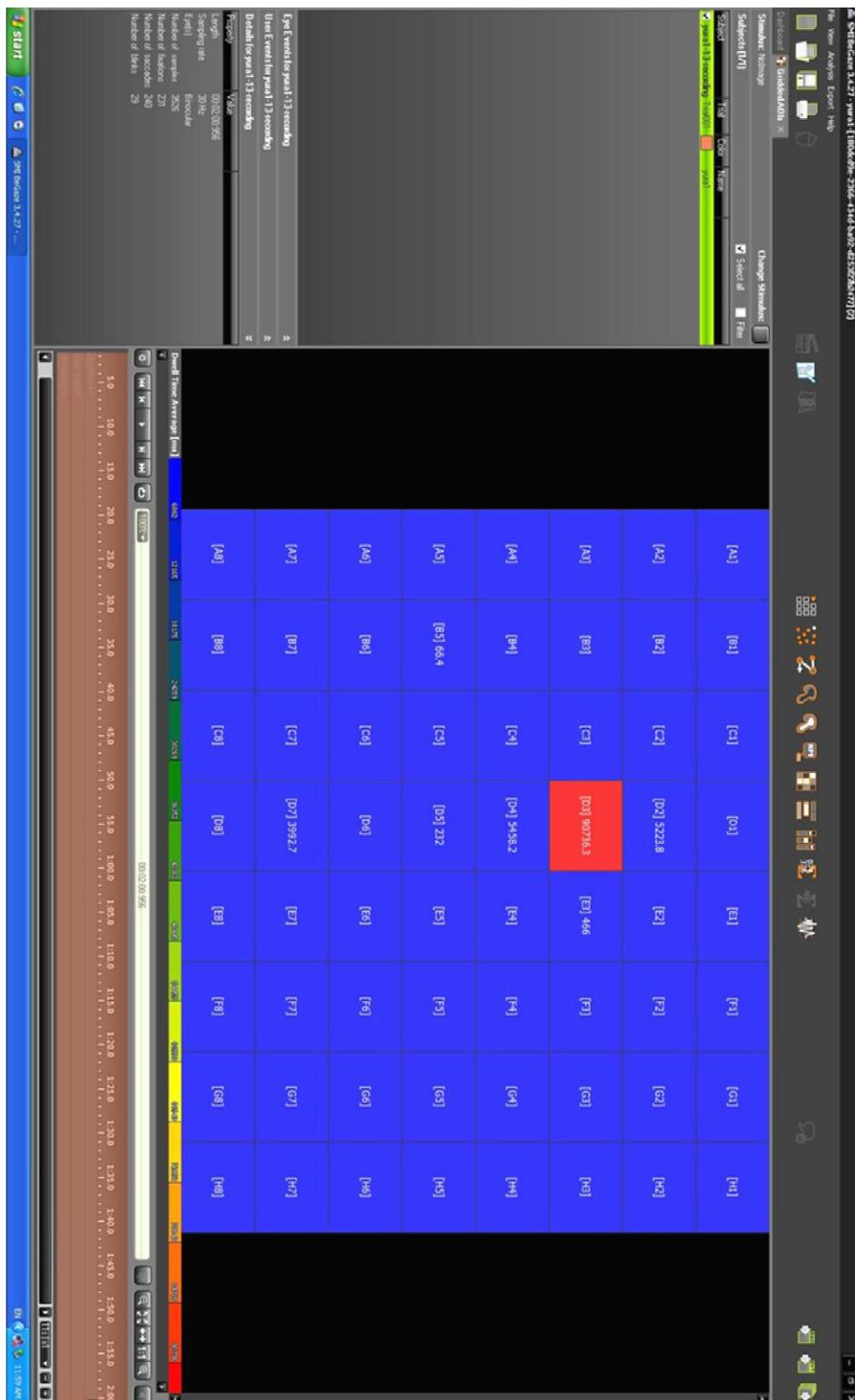
Приложение №3. Испытуемый в установке виртуальной реальности CAVE-system во время проведения Эксперимента №1.



Приложение №4. Интерфейс программы Virtools 4.0.



Приложение №5. Интерфейс программы ВеGaze 3.6.



Приложение № 6. Результаты дисперсионного анализа влияние фактора «Ширина угла обзора» на независимые переменные в эксперименте №1.

Описательные статистики			
	Для среднего	Стд. Отклонение	М
I условие_количество_морганий	46,0625	33,03989	48
II условие_количество_морганий	40,4792	28,02354	48
III условие_количество_морганий	43,6875	28,64987	48
I условие_количество_фиксаций	185,2292	85,96492	48
II условие_количество_фиксаций	197,0417	82,25388	48
III условие_количество_фиксаций	183,8125	73,62344	48
I условие_длительность_морганий	326,3313	51,63450	48
II условие_длительность_морганий	357,7583	74,62176	48
III условие_длительность_морганий	317,8042	49,83970	48
I условие_длительность_фиксаций	357,7563	196,64368	48
II условие_длительность_фиксаций	310,2896	133,20584	48
III условие_длительность_фиксаций	293,1854	141,86304	48
I условие_амплитуда_саккад	7,7208	5,04123	48
II условие_амплитуда_саккад	6,8250	5,02185	48
III условие_амплитуда_саккад	8,3396	5,11209	48
I условие_Общий балл	245,4910	134,63290	48
II условие_Общий балл	398,6715	151,85959	48
III условие_Общий балл	600,0036	261,63461	48

Многомерный ^{c,d}						
Внутригрупповой эффект		Значения	F	Ст. св. гипотезы	Ст.св. ошибки	Знч.
«Ширина угла обзора»	След Пиллая	,723	8,493	12,000	180,000	,000
	Лямбда Уилкса	,365	9,712 ^a	12,000	178,000	,000
	След Хотеллинга	1,497	10,976	12,000	176,000	,000
	Наибольший корень Роя	1,313	19,692 ^b	6,000	90,000	,000

Одномерные критерии							
Многомерное масштабирование: создать меры на основе данных		Сумма квадратов типа III	ст.св.	Средний квадрат	F	Знч.	Частная Эта в Квадрате
количество_морганий	Предполагая сферичность	753,722	2	376,861	,642	,529	,013
	Гринхауз-Гайссер	753,722	1,929	390,822	,642	,523	,013
	Юнха-Фельдта	753,722	2,000	376,861	,642	,529	,013

	Ограниченный снизу	753,722	1,000	753,722	,642	,427	,013
количество_фиксаций	Предполагая сферичность	5064,847	2	2532,424	,492	,613	,010
	Гринхауз-Гайссер	5064,847	1,777	2850,496	,492	,591	,010
	Юнха-Фельдта	5064,847	1,842	2750,083	,492	,598	,010
	Ограниченный снизу	5064,847	1,000	5064,847	,492	,487	,010
длительность_морганй	Предполагая сферичность	42507,330	2	21253,665	,239	,715	,008
	Гринхауз-Гайссер	42507,330	1,845	23037,122	,239	,733	,008
	Юнха-Фельдта	42507,330	1,917	22172,297	,239	,739	,008
	Ограниченный снизу	42507,330	1,000	42507,330	,239	,801	,008
длительность_фиксаций	Предполагая сферичность	107440,472	2	53720,236	2,661	,075	,054
	Гринхауз-Гайссер	107440,472	1,752	61323,417	2,661	,083	,054
	Юнха-Фельдта	107440,472	1,814	59215,769	2,661	,081	,054
	Ограниченный снизу	107440,472	1,000	107440,472	2,661	,109	,054
амплитуда_саккад	Предполагая сферичность	55,669	2	27,835	1,462	,237	,030
	Гринхауз-Гайссер	55,669	2,000	27,840	1,462	,237	,030
	Юнха-Фельдта	55,669	2,000	27,835	1,462	,237	,030
	Ограниченный снизу	55,669	1,000	55,669	1,462	,233	,030
Общий_балл	Предполагая сферичность	3034849,495	2	1517424,748	6,652	,002	,527
	Гринхауз-Гайссер	3034849,495	1,479	2051573,123	6,652	,003	,527
	Юнха-Фельдта	3034849,495	1,516	2001995,946	6,652	,002	,527
	Ограниченный снизу	3034849,495	1,000	3034849,495	6,652	,013	,527

Проверка внутригрупповых контрастов							
	Фактор «Ширина угла обзора»	Сумма квадратов	ст.св.	Средний квадрат	F	Знч.	Частная Эта ²
количество_морганй	Линейная регрессия	135,375	1	135,375	,237	,629	,005
	Квадратичная регрессия	618,347	1	618,347	1,026	,316	,021
количество_фиксаций	Линейная регрессия	48,167	1	48,167	,008	,930	,000
	Квадратичная регрессия	5016,681	1	5016,681	1,241	,271	,026
длительность_морганй	Линейная регрессия	1745,068	1	1745,068	,664	,419	,014
	Квадратичная регрессия	40762,263	1	40762,263	10,832	,002	,187
длительность_фиксаций	Линейная регрессия	100065,420	1	100065,420	3,753	,059	,074
	Квадратичная регрессия	7375,051	1	7375,051	,538	,467	,011
амплитуда_саккад	Линейная регрессия	9,188	1	9,188	,487	,489	,010
	Квадратичная регрессия	46,481	1	46,481	2,421	,126	,049
Общий_балл	Линейная регрессия	3016300,973	1	3016300,973	71,657	,000	,604
	Квадратичная регрессия	18548,523	1	18548,523	1,163	,286	,024

Приложение №7. Результаты сравнения значений Общего балла опросника в Эксперименте №1.

Paired Samples Statistics				
	Mean	N	Std. Deviation	Std. Error Mean
I условие Общий балл	245,4910	48	134,63290	19,43258
II условие Общий балл	398,6716	48	151,85959	21,91904
II условие Общий балл	398,6716	48	151,85959	21,91904
III условие Общий балл	600,0036	48	261,63461	37,76370
I условие Общий балл	245,4910	48	134,63290	19,43258
III условие Общий балл	600,0036	48	261,63461	37,76370

Paired Samples Correlations			
	N	Correlation	Sig.
I условие Общий балл & II условие Общий балл	48	,382	,007
II условие Общий балл & III условие Общий балл	48	,342	,017
I условие Общий балл & III условие Общий балл	48	,034	,819

Paired Samples Test								
	Paired Differences					t	df	Sig. (2-tailed)
	Mean	Std. Deviation	Std. Error Mean	95% Confidence Interval of the Difference				
Lower				Upper				
I условие Общий балл - II условие Общий балл	-153,18058	159,87849	23,07647	-199,60445	-106,75670	-6,638	47	,000
II условие Общий балл - III условие Общий балл	-201,33206	253,70213	36,61875	-274,99948	-127,66464	-5,498	47	,000
I условие Общий балл - III условие Общий балл	-354,51263	290,15007	41,87955	-438,76343	-270,26184	-8,465	47	,000

Приложение №8. Результаты дисперсионного анализа влияния факторов «Ширина угла обзора» и «Принадлежность к группе» на зависимые переменные в эксперименте №2.

Описательные статистики				
	Group	Для среднего	Стд. Отклонение	M
I условие _blink_count	Figure_skaters	19,2000	5,89798	30
	Football_players	19,2333	5,98667	30
	Wu_Shu_fighters	20,3333	6,61416	30
	Control	18,3000	6,30038	20
	Bcero	19,3545	6,15039	110
II условие _blink_count	Figure_skaters	30,3667	10,87066	30
	Football_players	33,0000	9,21767	30
	Wu_Shu_fighters	32,7667	11,26387	30
	Control	35,1000	10,22330	20
	Bcero	32,6000	10,42069	110
III условие _blink_count	Figure_skaters	57,1333	17,26614	30
	Football_players	41,0667	10,95424	30
	Wu_Shu_fighters	43,3333	14,21348	30
	Control	44,0500	13,18482	20
	Bcero	46,6091	15,43979	110
I условие _blink_duration	Figure_skaters	316,0767	53,24430	30
	Football_players	282,7333	18,98626	30
	Wu_Shu_fighters	278,8667	18,42175	30
	Control	279,2000	22,25829	20
	Bcero	290,1300	35,83290	110
II условие _blink_duration	Figure_skaters	334,7467	101,09307	30
	Football_players	307,6667	29,10070	30
	Wu_Shu_fighters	299,1667	25,29833	30
	Control	308,1500	26,35442	20
	Bcero	312,8218	58,57157	110
III условие _blink_duration	Figure_skaters	307,7867	54,44955	30
	Football_players	345,7667	29,83944	30
	Wu_Shu_fighters	357,2667	27,41373	30
	Control	348,9000	26,32369	20
	Bcero	339,1145	41,67696	110
I условие	Figure_skaters	154,0667	95,44774	30

_fixation_count	Football_players	160,4000	68,33871	30
	Wu_Shu_fighters	171,0667	72,90804	30
	Control	188,0500	76,95281	20
	Bcero	166,6091	79,09837	110
II условие _fixation_count	Figure_skaters	176,0667	87,75787	30
	Football_players	212,1000	36,92709	30
	Wu_Shu_fighters	200,3667	45,92759	30
	Control	214,8500	39,87253	20
	Bcero	199,5727	59,06263	110
III условие _fixation_count	Figure_skaters	188,8333	44,72297	30
	Football_players	262,8333	36,67009	30
	Wu_Shu_fighters	259,4667	35,33557	30
	Control	253,9500	41,05128	20
	Bcero	240,1182	50,19864	110
I условие _fixation_duration	Figure_skaters	303,4067	180,71819	30
	Football_players	284,4000	66,97431	30
	Wu_Shu_fighters	277,8000	84,70411	30
	Control	263,9000	74,44171	20
	Bcero	284,0564	113,77948	110
II условие _fixation_duration	Figure_skaters	342,5067	204,74098	30
	Football_players	293,4333	79,04546	30
	Wu_Shu_fighters	311,2000	84,08838	30
	Control	310,9500	62,64224	20
	Bcero	314,8473	125,39359	110
III условие _fixation_duration	Figure_skaters	331,2100	218,37077	30
	Football_players	400,0333	180,63002	30
	Wu_Shu_fighters	489,4333	195,78748	30
	Control	523,4000	148,62153	20
	Bcero	428,0755	202,28426	110
I условие _Saccade_count	Figure_skaters	119,2333	39,04699	30
	Football_players	128,5667	31,92738	30
	Wu_Shu_fighters	127,1667	34,69580	30
	Control	141,7500	42,18116	20
	Bcero	128,0364	36,92415	110
II условие _Saccade_count	Figure_skaters	136,8333	41,79926	30
	Football_players	137,9333	39,58224	30
	Wu_Shu_fighters	125,5000	34,28456	30

	Control	131,6000	40,95363	20
	Bcero	133,0909	38,90179	110
III условие _Saccade_count	Figure_skaters	148,9667	31,99190	30
	Football_players	133,4000	38,79531	30
	Wu_Shu_fighters	132,9333	35,47406	30
	Control	144,9000	36,47191	20
	Bcero	139,6091	35,93779	110
I условие _Saccade_duration	Figure_skaters	311,1333	34,19995	30
	Football_players	314,3000	32,04969	30
	Wu_Shu_fighters	301,9667	27,27445	30
	Control	307,1500	24,01595	20
	Bcero	308,7727	30,10156	110
II условие _Saccade_duration	Figure_skaters	321,4333	36,91153	30
	Football_players	315,7000	27,57704	30
	Wu_Shu_fighters	311,0000	35,62157	30
	Control	316,2000	31,96643	20
	Bcero	316,0727	33,09944	110
III условие _Saccade_duration	Figure_skaters	315,0667	31,89523	30
	Football_players	316,4333	34,43503	30
	Wu_Shu_fighters	307,5000	31,55482	30
	Control	310,6000	29,19697	20
	Bcero	312,5636	31,83170	110
I условие _Amplitude_saccade	Figure_skaters	7,0700	5,77845	30
	Football_players	8,0333	3,02271	30
	Wu_Shu_fighters	7,0667	3,08426	30
	Control	8,1500	3,01357	20
	Bcero	7,5282	3,96057	110
II условие _Amplitude_Saccade	Figure_skaters	8,5333	2,83735	30
	Football_players	8,2333	3,18058	30
	Wu_Shu_fighters	8,0667	3,12866	30
	Control	8,3500	2,75824	20
	Bcero	8,2909	2,96569	110
III условие _Amplitude_Saccade	Figure_skaters	11,0667	2,69013	30
	Football_players	7,5000	2,95658	30
	Wu_Shu_fighters	7,9667	2,94177	30
	Control	7,4500	2,79991	20
	Bcero	8,5909	3,20635	110

I условие _Total Score	Figure_skaters	301,5696	247,00920	30
	Football_players	221,6000	41,44261	30
	Wu_Shu_fighters	215,3667	38,99380	30
	Control	220,5500	46,85192	20
	Всего	241,5190	137,28692	110
II условие _Total Score	Figure_skaters	413,2361	240,80295	30
	Football_players	456,2000	56,52671	30
	Wu_Shu_fighters	467,9667	57,09247	30
	Control	448,8000	54,46447	20
	Всего	446,3462	134,61095	110
III условие _Total Score	Figure_skaters	565,2854	313,33586	30
	Football_players	908,8333	170,13060	30
	Wu_Shu_fighters	889,4333	162,47773	30
	Control	911,4500	169,44040	20
	Всего	810,3233	262,00304	110

Критерий Бокса равенства ковариационных матриц ^a	
М Бокса	1362,911
F	1,351
ст.св.1	600
ст.св.2	19637,105
Знч.	,734

Многомерные критерии ^c								
Эффект		Значения	F	Ст. св. гипотезы	Ст.св. ошибки	Знч.	Частная Эта в Квадрате	
Между группами	Свободный член	След Пиллая	,998	8092,452 ^a	8,000	99,000	,000	,998
		Лямбда Уилкса	,002	8092,452 ^a	8,000	99,000	,000	,998
		След Хотеллинга	653,935	8092,452 ^a	8,000	99,000	,000	,998
		Наибольший корень Роя	653,935	8092,452 ^a	8,000	99,000	,000	,998
	Принадлежность к группе	След Пиллая	,503	2,544	24,000	303,000	,000	,168
		Лямбда Уилкса	,541	2,832	24,000	287,731	,000	,185
		След Хотеллинга	,771	3,138	24,000	293,000	,000	,204
		Наибольший корень Роя	,658	8,312 ^b	8,000	101,000	,000	,397
По группам	Ширина угла обзора	След Пиллая	,932	77,867 ^a	16,000	91,000	,000	,932
		Лямбда Уилкса	,068	77,867 ^a	16,000	91,000	,000	,932

		След Хотеллинга	13,691	77,867 ^a	16,000	91,000	,000	,932
		Наибольший корень Роя	13,691	77,867 ^a	16,000	91,000	,000	,932
	Ширина угла обзора * принадлежность к группе	След Пиллая	,895	2,471	48,000	279,000	,000	,298
		Лямбда Уилкса	,246	3,405	48,000	271,451	,000	,373
		След Хотеллинга	2,516	4,700	48,000	269,000	,000	,456
		Наибольший корень Роя	2,294	13,332 ^b	16,000	93,000	,000	,696

Критерий сферичности Моучли ^b								
Внутригруп повой эффект	Многомерное масштабирование: создать меры на основе данных	W Моучли	Прибл. хи- квадрат	ст.св.	Знч.	Эпсилон ^a		
						Гринхауз- Гайссер	Юнха- Фельдта	Ограниченный снизу
Ширина угла обзора	колво_морганей	,809	22,249	2	,537	,840	,876	,500
	средняя_длительность_морганей	,936	6,984	2	,632	,940	,983	,500
	количество_фиксаций	,949	5,460	2	,065	,952	,996	,500
	средняя_длительность_фиксаций	,791	24,645	2	,078	,827	,862	,500
	количество_саккад	,992	,880	2	,644	,992	1,000	,500
	средняя_длительность_саккад	,969	3,348	2	,188	,970	1,000	,500
	амплитуда_саккад	,924	8,350	2	,815	,929	,972	,500
	общий_балл	,443	85,577	2	,769	,642	,665	,500

Результаты одномерных тестов эффекта внутригруппового фактора «Ширина угла обзора»								
Одномерные критерии								
Источник	Многомерное масштабирование: создать меры на основе данных	Сумма квадратов типа III	ст.св.	Средний квадрат	F	Знч.	Частная Эта в Квадрате	
Ширина угла обзора	Количество _морганей	Предполагая сферичность	39252,927	2	19626,464	156,556	,000	,596
		Гринхауз-Гайссер	39252,927	1,679	23374,158	156,556	,000	,596
		Юнха-Фельдта	39252,927	1,752	22409,973	156,556	,000	,596
		Ограниченный снизу	39252,927	1,000	39252,927	156,556	,000	,596
Средняя _длительность _морганей	Предполагая сферичность	137477,688	2	68738,844	36,582	,000	,257	
		Гринхауз-Гайссер	137477,688	1,879	73162,055	36,582	,000	,257

	Юнха-Фельдта	137477,688	1,966	69928,440	36,582	,000	,257
	Ограниченный снизу	137477,688	1,000	137477,688	36,582	,000	,257
Количество_фиксаций	Предполагая сферичность	284371,511	2	142185,756	39,040	,000	,269
	Гринхауз-Гайссер	284371,511	1,904	149390,804	39,040	,000	,269
	Юнха-Фельдта	284371,511	1,992	142736,575	39,040	,000	,269
	Ограниченный снизу	284371,511	1,000	284371,511	39,040	,000	,269
Средняя_длительность_фиксаций	Предполагая сферичность	1400917,775	2	700458,887	33,799	,000	,242
	Гринхауз-Гайссер	1400917,775	1,654	846995,809	33,799	,000	,242
	Юнха-Фельдта	1400917,775	1,724	812390,745	33,799	,000	,242
	Ограниченный снизу	1400917,775	1,000	1400917,775	33,799	,000	,242
Количество_саккад	Предполагая сферичность	6495,779	2	3247,890	2,543	,081	,023
	Гринхауз-Гайссер	6495,779	1,983	3274,998	2,543	,081	,023
	Юнха-Фельдта	6495,779	2,000	3247,890	2,543	,081	,023
	Ограниченный снизу	6495,779	1,000	6495,779	2,543	,114	,023
Средняя_длительность_саккад	Предполагая сферичность	2956,935	2	1478,467	1,373	,255	,013
	Гринхауз-Гайссер	2956,935	1,939	1524,861	1,373	,255	,013
	Юнха-Фельдта	2956,935	2,000	1478,467	1,373	,255	,013
	Ограниченный снизу	2956,935	1,000	2956,935	1,373	,244	,013
Амплитуда_саккад	Предполагая сферичность	49,464	2	24,732	2,292	,000	,021
	Гринхауз-Гайссер	49,464	1,858	26,623	2,292	,000	,021
	Юнха-Фельдта	49,464	1,943	25,454	2,292	,000	,021
	Ограниченный снизу	49,464	1,000	49,464	2,292	,000	,021
Общий_балл	Предполагая сферичность	1,836E7	2	9182346,163	383,424	,000	,783
	Гринхауз-Гайссер	1,836E7	1,284	1,430E7	383,424	,000	,783
	Юнха-Фельдта	1,836E7	1,330	1,381E7	383,424	,000	,783
	Ограниченный снизу	1,836E7	1,000	1,836E7	383,424	,000	,783

Ширина угла обзора * Принадле жность к группе	Количество _морганий	Предполагая сферичность	4036,934	6	672,822	5,367	,000	,132
		Гринхауз-Гайссер	4036,934	5,038	801,299	5,367	,000	,132
		Юнха-Фельдта	4036,934	5,255	768,245	5,367	,000	,132
		Ограниченный снизу	4036,934	3,000	1345,645	5,367	,002	,132
	Средняя _длительность _морганий	Предполагая сферичность	88084,368	6	14680,728	7,813	,000	,181
		Гринхауз-Гайссер	88084,368	5,637	15625,405	7,813	,000	,181
		Юнха-Фельдта	88084,368	5,898	14934,793	7,813	,000	,181
		Ограниченный снизу	88084,368	3,000	29361,456	7,813	,000	,181
	Количество _фиксаций	Предполагая сферичность	43290,451	6	7215,075	1,981	,070	,053
		Гринхауз-Гайссер	43290,451	5,711	7580,688	1,981	,073	,053
		Юнха-Фельдта	43290,451	5,977	7243,026	1,981	,070	,053
		Ограниченный снизу	43290,451	3,000	14430,150	1,981	,121	,053
	Средняя _длительность _фиксаций	Предполагая сферичность	548389,319	6	91398,220	4,410	,000	,111
		Гринхауз-Гайссер	548389,319	4,962	110518,848	4,410	,001	,111
		Юнха-Фельдта	548389,319	5,173	106003,463	4,410	,001	,111
		Ограниченный снизу	548389,319	3,000	182796,440	4,410	,006	,111
	Количество _саккад	Предполагая сферичность	10166,740	6	1694,457	1,327	,246	,036
		Гринхауз-Гайссер	10166,740	5,950	1708,600	1,327	,247	,036
		Юнха-Фельдта	10166,740	6,000	1694,457	1,327	,246	,036
		Ограниченный снизу	10166,740	3,000	3388,913	1,327	,270	,036
Средняя _длительность _саккад	Предполагая сферичность	838,161	6	139,693	,130	,992	,004	
	Гринхауз-Гайссер	838,161	5,817	144,077	,130	,992	,004	
	Юнха-Фельдта	838,161	6,000	139,693	,130	,992	,004	
	Ограниченный снизу	838,161	3,000	279,387	,130	,942	,004	
Амплитуда _саккад	Предполагая сферичность	215,038	6	35,840	3,322	,004	,086	
	Гринхауз-Гайссер	215,038	5,574	38,580	3,322	,005	,086	

		Юнха-Фельдта	215,038	5,830	36,886	3,322	,004	,086
		Ограниченный снизу	215,038	3,000	71,679	3,322	,023	,086
	Общий_балл	Предполагая сферичность	2029053,647	6	338175,608	14,121	,000	,286
		Гринхауз-Гайссер	2029053,647	3,853	526663,920	14,121	,000	,286
		Юнха-Фельдта	2029053,647	3,990	508564,052	14,121	,000	,286
		Ограниченный снизу	2029053,647	3,000	676351,216	14,121	,000	,286

«Результаты одномерного теста эффекта межгруппового фактора «Принадлежность к группе» Оценка эффектов межгрупповых факторов							
Источник	Многомерное масштабирование: создать меры на основе данных	Сумма квадратов типа III	ст.св.	Средний квадрат	F	Знч.	Частная Эта в Квадрате
Свободный член	Количество_морганий	344764,623	1	344764,623	3535,373	,000	,971
	Средняя_длительность_морганий	3,152E7	1	3,152E7	15686,537	,000	,993
	Количество_фиксаций	1,325E7	1	1,325E7	3395,749	,000	,970
	Средняя_длительность_фиксаций	3,793E7	1	3,793E7	1586,907	,000	,937
	Количество_саккад	5751519,586	1	5751519,586	3609,223	,000	,971
	Средняя_длительность_саккад	3,122E7	1	3,122E7	34928,125	,000	,997
	Амплитуда_саккад	21119,223	1	21119,223	1845,934	,000	,946
	Общий_балл	8,054E7	1	8,054E7	2276,190	,000	,956
Принадлежн ость к группе	Количество_морганий	992,713	3	330,904	3,393	,021	,088
	Средняя_длительность_морганий	3768,354	3	1256,118	,625	,000	,017
	Количество_фиксаций	107787,406	3	35929,135	9,206	,000	,207
	Средняя_длительность_фиксаций	109315,275	3	36438,425	1,524	,012	,041
	Количество_саккад	4527,579	3	1509,193	,947	,001	,026
	Средняя_длительность_саккад	4809,947	3	1603,316	1,793	,153	,048
	Амплитуда_саккад	73,786	3	24,595	2,150	,008	,057
	Общий_балл	655006,203	3	218335,401	6,170	,001	,149

Результаты парных сравнений средних значений по методу Шеффе:

Множественные сравнения

Многомерное масштабирование: создать меры на основе данных	(I) Группа	(J) Группа	(I-J)-я разность средних	Стд. Ошибка	Знач.	95% доверительный интервал	
						Нижняя граница	Верхняя граница
количество_морганй	Figure_skaters	Football_players	4,4667*	1,47210	,031	,2845	8,6488
		Wu_Shu_fighters	3,4222	1,47210	,042	-,7599	7,6044
		Control_group	3,0833	1,64586	,015	-1,5924	7,7591
	Football_players	Figure_skaters	-4,4667*	1,47210	,031	-8,6488	-,2845
		Wu_Shu_fighters	-1,0444	1,47210	,918	-5,2266	3,1377
		Control_group	-1,3833	1,64586	,871	-6,0591	3,2924
	Wu_Shu_fighters	Figure_skaters	-3,4222	1,47210	,042	-7,6044	,7599
		Football_players	1,0444	1,47210	,918	-3,1377	5,2266
		Control_group	-,3389	1,64586	,998	-5,0147	4,3369
	Control_group	Figure_skaters	-3,0833	1,64586	,015	-7,7591	1,5924
		Football_players	1,3833	1,64586	,871	-3,2924	6,0591
		Wu_Shu_fighters	,3389	1,64586	,998	-4,3369	5,0147
средняя_длительность_морганй	Figure_skaters	Football_players	7,4811	6,68255	,041	-11,5036	26,4658
		Wu_Shu_fighters	7,7700	6,68255	,017	-11,2147	26,7547
		Control_group	7,4533	7,47131	,002	-13,7722	28,6788
	Football_players	Figure_skaters	-7,4811	6,68255	,041	-26,4658	11,5036
		Wu_Shu_fighters	,2889	6,68255	1,000	-18,6958	19,2736
		Control_group	-,0278	7,47131	1,000	-21,2533	21,1977
	Wu_Shu_fighters	Figure_skaters	-7,7700	6,68255	,017	-26,7547	11,2147
		Football_players	-,2889	6,68255	1,000	-19,2736	18,6958
		Control_group	-,3167	7,47131	1,000	-21,5422	20,9088
	Control_group	Figure_skaters	-7,4533	7,47131	,002	-28,6788	13,7722
		Football_players	,0278	7,47131	1,000	-21,1977	21,2533
		Wu_Shu_fighters	,3167	7,47131	1,000	-20,9088	21,5422
количество_фиксаций	Figure_skaters	Football_players	-38,7889*	9,31267	,001	-65,2456	-12,3322
		Wu_Shu_fighters	-37,3111*	9,31267	,002	-63,7678	-10,8544
		Control_group	-45,9611*	10,41188	,000	-75,5406	-16,3816
	Football_players	Figure_skaters	38,7889*	9,31267	,001	12,3322	65,2456
		Wu_Shu_fighters	1,4778	9,31267	,999	-24,9789	27,9345
		Control_group	-7,1722	10,41188	,924	-36,7517	22,4073
	Wu_Shu_fighters	Figure_skaters	37,3111*	9,31267	,002	10,8544	63,7678

		Football_players	-1,4778	9,31267	,999	-27,9345	24,9789	
		Control_group	-8,6500	10,41188	,875	-38,2295	20,9295	
	Control_group	Figure_skaters	45,9611*	10,41188	,000	16,3816	75,5406	
		Football_players	7,1722	10,41188	,924	-22,4073	36,7517	
		Wu_Shu_fighters	8,6500	10,41188	,875	-20,9295	38,2295	
средняя_длительность_фиксаций	Figure_skaters	Football_players	-,2478	23,04824	,001	-65,7263	65,2308	
		Wu_Shu_fighters	-33,7700	23,04824	,045	-99,2485	31,7085	
		Control_group	-40,3756	25,76871	,007	-113,5828	32,8317	
	Football_players	Figure_skaters	,2478	23,04824	,001	-65,2308	65,7263	
		Wu_Shu_fighters	-33,5222	23,04824	,551	-99,0008	31,9563	
		Control_group	-40,1278	25,76871	,492	-113,3350	33,0795	
	Wu_Shu_fighters	Figure_skaters	33,7700	23,04824	,045	-31,7085	99,2485	
		Football_players	33,5222	23,04824	,551	-31,9563	99,0008	
		Control_group	-6,6056	25,76871	,996	-79,8128	66,6017	
	Control_group	Figure_skaters	40,3756	25,76871	,007	-32,8317	113,5828	
		Football_players	40,1278	25,76871	,492	-33,0795	113,3350	
		Wu_Shu_fighters	6,6056	25,76871	,996	-66,6017	79,8128	
	количество_саккад	Figure_skaters	Football_players	1,7111	5,95084	,004	-15,1948	18,6171
			Wu_Shu_fighters	6,4778	5,95084	,007	-10,4282	23,3837
			Control_group	-4,4056	6,65324	,032	-23,3070	14,4959
Football_players		Figure_skaters	-1,7111	5,95084	,004	-18,6171	15,1948	
		Wu_Shu_fighters	4,7667	5,95084	,887	-12,1393	21,6726	
		Control_group	-6,1167	6,65324	,838	-25,0181	12,7848	
Wu_Shu_fighters		Figure_skaters	-6,4778	5,95084	,007	-23,3837	10,4282	
		Football_players	-4,7667	5,95084	,887	-21,6726	12,1393	
		Control_group	-10,8833	6,65324	,448	-29,7848	8,0181	
Control_group		Figure_skaters	4,4056	6,65324	,032	-14,4959	23,3070	
		Football_players	6,1167	6,65324	,838	-12,7848	25,0181	
		Wu_Shu_fighters	10,8833	6,65324	,448	-8,0181	29,7848	
средняя_длительность_саккад	Figure_skaters	Football_players	,4000	4,45713	1,000	-12,2624	13,0624	
		Wu_Shu_fighters	9,0556	4,45713	,254	-3,6069	21,7180	
		Control_group	4,5611	4,98322	,840	-9,5959	18,7181	
	Football_players	Figure_skaters	-,4000	4,45713	1,000	-13,0624	12,2624	
		Wu_Shu_fighters	8,6556	4,45713	,293	-4,0069	21,3180	
		Control_group	4,1611	4,98322	,874	-9,9959	18,3181	
	Wu_Shu_fighters	Figure_skaters	-9,0556	4,45713	,254	-21,7180	3,6069	
		Football_players	-8,6556	4,45713	,293	-21,3180	4,0069	

		Control_group	-4,4944	4,98322	,846	-18,6515	9,6626	
	Control_group	Figure_skaters	-4,5611	4,98322	,840	-18,7181	9,5959	
		Football_players	-4,1611	4,98322	,874	-18,3181	9,9959	
		Wu_Shu_fighters	4,4944	4,98322	,846	-9,6626	18,6515	
амплитуда_саккад	Figure_skaters	Football_players	,9678	,50423	,003	-,4647	2,4002	
		Wu_Shu_fighters	1,1900	,50423	,041	-,2425	2,6225	
		Control_group	,9067	,56374	,006	-,6949	2,5082	
	Football_players	Figure_skaters	-,9678	,50423	,003	-2,4002	,4647	
		Wu_Shu_fighters	,2222	,50423	,978	-1,2102	1,6547	
		Control_group	-,0611	,56374	1,000	-1,6627	1,5404	
	Wu_Shu_fighters	Figure_skaters	-1,1900	,50423	,041	-2,6225	,2425	
		Football_players	-,2222	,50423	,978	-1,6547	1,2102	
		Control_group	-,2833	,56374	,969	-1,8849	1,3182	
	Control_group	Figure_skaters	-,9067	,56374	,006	-2,5082	,6949	
		Football_players	,0611	,56374	1,000	-1,5404	1,6627	
		Wu_Shu_fighters	,2833	,56374	,969	-1,3182	1,8849	
	Общий_балл	Figure_skaters	Football_players	-102,1807*	28,04147	,006	-181,8447	-22,5168
			Wu_Shu_fighters	-97,5585*	28,04147	,009	-177,2225	-17,8945
			Control_group	-100,2363*	31,35131	,020	-189,3033	-11,1692
Football_players		Figure_skaters	102,1807*	28,04147	,006	22,5168	181,8447	
		Wu_Shu_fighters	4,6222	28,04147	,999	-75,0418	84,2862	
		Control_group	1,9444	31,35131	1,000	-87,1226	91,0115	
Wu_Shu_fighters		Figure_skaters	97,5585*	28,04147	,009	17,8945	177,2225	
		Football_players	-4,6222	28,04147	,999	-84,2862	75,0418	
		Control_group	-2,6778	31,35131	1,000	-91,7448	86,3893	
Control_group		Figure_skaters	100,2363*	31,35131	,020	11,1692	189,3033	
		Football_players	-1,9444	31,35131	1,000	-91,0115	87,1226	
		Wu_Shu_fighters	2,6778	31,35131	1,000	-86,3893	91,7448	

Приложение №9. Результаты дисперсионного анализа влияния факторов «Скорость вращения» и «Направление вращения» в Эксперименте №3.

Описательные статистики			
	Mean	Std. Deviation	N
R30Onset_latency	36,1765	1,81091	17
L30Onset_latency	36,5882	2,18114	17
R45Onset_latency	33,4706	2,47784	17
L45Onset_latency	33,5882	2,57534	17
R60Onset_latency	24,7059	3,13777	17
L60Onset_latency	24,4706	4,04842	17
R30Nystagm_duration	4,8824	1,96476	17
L30Nystagm_duration	5,3529	1,86886	17
R45Nystagm_duration	5,2941	1,21268	17
L45Nystagm_duration	6,2941	1,75943	17
R60Nystagm_duration	13,3529	2,66789	17
L60Nystagm_duration	13,0588	2,51174	17
R30Time_before_click	2,5882	1,22774	17
L30Time_before_click	3,3529	1,45521	17
R45Time_before_click	4,1176	1,86689	17
L45Time_before_click	4,5294	1,80685	17
R60Time_before_click	8,5882	2,12305	17
L60Time_before_click	8,9412	2,24918	17
R30KUGDS	,7424	,12745	17
L30 KUGDS	,7324	,10395	17
R45 KUGDS	,7041	,10411	17
L45 KUGDS	,6759	,10577	17
R60 KUGDS	,5306	,09444	17
L60 KUGDS	,4912	,13327	17

Многомерные тесты							
Effect			Value	F	Hypothesis df	Error df	Sig.
Between Subjects	Intercept	Pillai's Trace	,998	1946,315 ^a	4,000	13,000	,000
		Wilks' Lambda	,002	1946,315 ^a	4,000	13,000	,000
		Hotelling's Trace	598,866	1946,315 ^a	4,000	13,000	,000

		Roy's Largest Root	598,866	1946,315 ^a	4,000	13,000	,000		
	VAR00001	Pillai's Trace	,000	^a	,000	,000	.		
		Wilks' Lambda	1,000	^a	,000	14,500	.		
		Hotelling's Trace	,000	^a	,000	2,000	.		
		Roy's Largest Root	,000	,000 ^a	4,000	12,000	1,000		
Within Subjects	Velocity	Pillai's Trace	,992	143,438 ^a	8,000	9,000	,000		
		Wilks' Lambda	,008	143,438 ^a	8,000	9,000	,000		
		Hotelling's Trace	127,501	143,438 ^a	8,000	9,000	,000		
		Roy's Largest Root	127,501	143,438 ^a	8,000	9,000	,000		
	Velocity *	VAR00001	Pillai's Trace	,000	^a	,000	,000	.	
			Wilks' Lambda	1,000	^a	,000	12,500	.	
			Hotelling's Trace	,000	^a	,000	2,000	.	
			Roy's Largest Root	,000	,000 ^a	8,000	8,000	1,000	
	Rotation_side	Pillai's Trace	,312	1,470 ^a	4,000	13,000	,267		
		Wilks' Lambda	,688	1,470 ^a	4,000	13,000	,267		
		Hotelling's Trace	,452	1,470 ^a	4,000	13,000	,267		
		Roy's Largest Root	,452	1,470 ^a	4,000	13,000	,267		
	Rotation_side *	VAR00001	Pillai's Trace	,000	^a	,000	,000	.	
			Wilks' Lambda	1,000	^a	,000	14,500	.	
			Hotelling's Trace	,000	^a	,000	2,000	.	
			Roy's Largest Root	,000	,000 ^a	4,000	12,000	1,000	
	Velocity *	Rotation_side	Pillai's Trace	,125	,160 ^a	8,000	9,000	,992	
			Wilks' Lambda	,875	,160 ^a	8,000	9,000	,992	
			Hotelling's Trace	,142	,160 ^a	8,000	9,000	,992	
			Roy's Largest Root	,142	,160 ^a	8,000	9,000	,992	
	Velocity *	Rotation_side *	VAR00001	Pillai's Trace	,000	^a	,000	,000	.
				Wilks' Lambda	1,000	^a	,000	12,500	.
				Hotelling's Trace	,000	^a	,000	2,000	.
				Roy's Largest Root	,000	,000 ^a	8,000	8,000	1,000

Результаты теста сферичности Моучли								
Within Subjects Effect	Measure	Mauchly's W	Approx. Chi-Square	df	Sig.	Epsilon ^a		
						Greenhouse-Geisser	Huynh-Feldt	Lower-bound
Velocity	Onset_latency	,711	5,117	2	,077	,776	,844	,500
	Nystagm_duration	,909	1,432	2	,489	,917	1,000	,500

	Time_before_click	,920	1,256	2	,534	,926	1,000	,500
	KUGDS	,871	2,066	2	,356	,886	,988	,500
Rotation_side	Onset_latency	1,000	,000	0		1,000	1,000	1,000
	Nystagm_duration	1,000	,000	0		1,000	1,000	1,000
	Time_before_click	1,000	,000	0		1,000	1,000	1,000
	KUGDS	1,000	,000	0		1,000	1,000	1,000
Velocity * Rotation_side	Onset_latency	,879	1,926	2	,382	,892	,997	,500
	Nystagm_duration	,800	3,351	2	,187	,833	,918	,500
	Time_before_click	,904	1,508	2	,470	,913	1,000	,500
	KUGDS	,770	3,918	2	,141	,813	,892	,500

Multivariate ^{c,d}						
Within Subjects Effect		Value	F	Hypothesis df	Error df	Sig.
Velocity	Pillai's Trace	1,088	8,956	8,000	60,000	,000
	Wilks' Lambda	,019	44,709 ^a	8,000	58,000	,000
	Hotelling's Trace	44,820	156,869	8,000	56,000	,000
	Roy's Largest Root	44,696	335,218 ^b	4,000	30,000	,000
Velocity * VAR00001	Pillai's Trace	,000 ^a		,000	,000	.
	Wilks' Lambda	1,000 ^a		,000	30,500	.
	Hotelling's Trace	,000 ^a		,000	2,000	.
	Roy's Largest Root	,000	,000 ^a	4,000	28,000	1,000
Rotation_side	Pillai's Trace	,312	1,470 ^a	4,000	13,000	,267
	Wilks' Lambda	,688	1,470 ^a	4,000	13,000	,267
	Hotelling's Trace	,452	1,470 ^a	4,000	13,000	,267
	Roy's Largest Root	,452	1,470 ^a	4,000	13,000	,267
Rotation_side * VAR00001	Pillai's Trace	,000 ^a		,000	,000	.
	Wilks' Lambda	1,000 ^a		,000	14,500	.
	Hotelling's Trace	,000 ^a		,000	2,000	.
	Roy's Largest Root	,000	,000 ^a	4,000	12,000	1,000
Velocity * Rotation_side	Pillai's Trace	,080	,314	8,000	60,000	,958
	Wilks' Lambda	,921	,305 ^a	8,000	58,000	,961
	Hotelling's Trace	,085	,296	8,000	56,000	,964
	Roy's Largest Root	,065	,487 ^b	4,000	30,000	,745
Velocity * Rotation_side * VAR00001	Pillai's Trace	,000 ^a		,000	,000	.
	Wilks' Lambda	1,000 ^a		,000	30,500	.
	Hotelling's Trace	,000 ^a		,000	2,000	.
	Roy's Largest Root	,000	,000 ^a	4,000	28,000	1,000

Одномерные тесты

Source	Measure		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Velocity	Onset_latency	Sphericity Assumed	2574,765	2	1287,382	198,470	,000
		Greenhouse-Geisser	2574,765	1,552	1659,492	198,470	,000
		Huynh-Feldt	2574,765	1,687	1526,139	198,470	,000
		Lower-bound	2574,765	1,000	2574,765	198,470	,000
	Nystagm_duration	Sphericity Assumed	1369,196	2	684,598	133,740	,000
		Greenhouse-Geisser	1369,196	1,833	746,922	133,740	,000
		Huynh-Feldt	1369,196	2,000	684,598	133,740	,000
		Lower-bound	1369,196	1,000	1369,196	133,740	,000
	Time_before_click	Sphericity Assumed	624,765	2	312,382	117,278	,000
		Greenhouse-Geisser	624,765	1,851	337,465	117,278	,000
		Huynh-Feldt	624,765	2,000	312,382	117,278	,000
		Lower-bound	624,765	1,000	624,765	117,278	,000
	KUGDS	Sphericity Assumed	,970	2	,485	34,281	,000
		Greenhouse-Geisser	,970	1,772	,548	34,281	,000
		Huynh-Feldt	,970	1,977	,491	34,281	,000
		Lower-bound	,970	1,000	,970	34,281	,000
Rotation_side	Onset_latency	Sphericity Assumed	,245	1	,245	,022	,885
		Greenhouse-Geisser	,245	1,000	,245	,022	,885
		Huynh-Feldt	,245	1,000	,245	,022	,885
		Lower-bound	,245	1,000	,245	,022	,885
	Nystagm_duration	Sphericity Assumed	3,922	1	3,922	1,112	,307
		Greenhouse-Geisser	3,922	1,000	3,922	1,112	,307
		Huynh-Feldt	3,922	1,000	3,922	1,112	,307
		Lower-bound	3,922	1,000	3,922	1,112	,307
	Time_before_click	Sphericity Assumed	6,627	1	6,627	1,881	,189
		Greenhouse-Geisser	6,627	1,000	6,627	1,881	,189
		Huynh-Feldt	6,627	1,000	6,627	1,881	,189
		Lower-bound	6,627	1,000	6,627	1,881	,189
	KUGDS	Sphericity Assumed	,017	1	,017	,823	,378
		Greenhouse-Geisser	,017	1,000	,017	,823	,378
		Huynh-Feldt	,017	1,000	,017	,823	,378
		Lower-bound	,017	1,000	,017	,823	,378
Velocity *	Onset_latency	Sphericity Assumed	1,784	2	,892	,154	,858

Rotation_side		Greenhouse-Geisser	1,784	1,785	1,000	,154	,835
		Huynh-Feldt	1,784	1,994	,895	,154	,857
		Lower-bound	1,784	1,000	1,784	,154	,700
	Nystagm_duration	Sphericity Assumed	7,196	2	3,598	,940	,401
		Greenhouse-Geisser	7,196	1,666	4,318	,940	,388
		Huynh-Feldt	7,196	1,837	3,918	,940	,395
		Lower-bound	7,196	1,000	7,196	,940	,347
	Time_before_click	Sphericity Assumed	,843	2	,422	,131	,878
		Greenhouse-Geisser	,843	1,825	,462	,131	,860
		Huynh-Feldt	,843	2,000	,422	,131	,878
		Lower-bound	,843	1,000	,843	,131	,722
	KUGDS	Sphericity Assumed	,004	2	,002	,228	,797
		Greenhouse-Geisser	,004	1,626	,002	,228	,752
		Huynh-Feldt	,004	1,784	,002	,228	,773
		Lower-bound	,004	1,000	,004	,228	,639

Paired Samples Statistics					
		Mean	N	Std. Deviation	Std. Error Mean
Pair 1	R30Onset_latency	36,1765	17	1,81091	,43921
	R45Onset_latency	33,4706	17	2,47784	,60097
Pair 2	R30Onset_latency	36,1765	17	1,81091	,43921
	R60Onset_latency	24,7059	17	3,13777	,76102
Pair 3	R45Onset_latency	33,4706	17	2,47784	,60097
	R60Onset_latency	24,7059	17	3,13777	,76102
Pair 4	R30Nystagm_duration	4,8824	17	1,96476	,47653
	R45Nystagm_duration	5,2941	17	1,21268	,29412
Pair 5	R30Nystagm_duration	4,8824	17	1,96476	,47653
	R60Nystagm_duration	13,3529	17	2,66789	,64706
Pair 6	R45Nystagm_duration	5,2941	17	1,21268	,29412
	R60Nystagm_duration	13,3529	17	2,66789	,64706
Pair 7	R30Time_before_click	2,5882	17	1,22774	,29777
	R45Time_before_click	4,1176	17	1,86689	,45279
Pair 8	R30Time_before_click	2,5882	17	1,22774	,29777
	R60Time_before_click	8,5882	17	2,12305	,51492
Pair 9	R45Time_before_click	4,1176	17	1,86689	,45279
	R60Time_before_click	8,5882	17	2,12305	,51492

Paired Samples Correlations				
		N	Correlation	Sig.
Pair 1	R30Onset_latency & R45Onset_latency	17	,203	,434
Pair 2	R30Onset_latency & R60Onset_latency	17	,230	,375
Pair 3	R45Onset_latency & R60Onset_latency	17	,429	,086
Pair 4	R30Nystagm_duration & R45Nystagm_duration	17	-,037	,888
Pair 5	R30Nystagm_duration & R60Nystagm_duration	17	-,015	,953
Pair 6	R45Nystagm_duration & R60Nystagm_duration	17	,062	,812
Pair 7	R30Time_before_click & R45Time_before_click	17	,322	,207
Pair 8	R30Time_before_click & R60Time_before_click	17	-,189	,468
Pair 9	R45Time_before_click & R60Time_before_click	17	,155	,553

	Paired Differences					t	df	Sig. (2-tailed)
				95% Confidence Interval of the Difference				
	Mean	Std. Deviation	Std. Error Mean	Lower	Upper			
R30Onset_latency - R45Onset_latency	2,70588	2,75601	,66843	1,28887	4,12289	4,048	16	,001
R30Onset_latency - R60Onset_latency	11,47059	3,24264	,78646	9,80338	13,13780	14,585	16	,000
R45Onset_latency - R60Onset_latency	8,76471	3,05224	,74028	7,19539	10,33402	11,840	16	,000
R30Nystagm_duration - R45Nystagm_duration	-,41176	2,34678	,56918	-1,61837	,79484	-,723	16	,480
R30Nystagm_duration - R60Nystagm_duration	-8,47059	3,33762	,80949	-10,18663	-6,75454	-10,464	16	,000
R45Nystagm_duration - R60Nystagm_duration	-8,05882	2,86074	,69383	-9,52968	-6,58797	-11,615	16	,000
R30Time_before_click - R45Time_before_click	-1,52941	1,87475	,45469	-2,49332	-,56550	-3,364	16	,004
R30Time_before_click - R60Time_before_click	-6,00000	2,64575	,64169	-7,36032	-4,63968	-9,350	16	,000
R45Time_before_click - R60Time_before_click	-4,47059	2,60090	,63081	-5,80785	-3,13333	-7,087	16	,000

Приложение №10. Сравнение средних значений КуГДС в Эксперименте №3.

Paired Samples Statistics					
		Mean	N	Std. Deviation	Std. Error Mean
Pair 1	R30	,7424	17	,12745	,03091
	R45	,7041	17	,10411	,02525
Pair 2	R30	,7424	17	,12745	,03091
	R60	,5306	17	,09444	,02290
Pair 3	R45	,7041	17	,10411	,02525
	R60	,5306	17	,09444	,02290

Paired Samples Correlations				
		N	Correlation	Sig.
Pair 1	R30 & R45	17	,343	,178
Pair 2	R30 & R60	17	,355	,163
Pair 3	R45 & R60	17	,009	,974

Paired Samples Test										
		Paired Differences					t	df	Sig. (2-tailed)	
		Mean	Std. Deviation	Std. Error Mean	95% Confidence Interval of the Difference					
		Mean	Std. Deviation	Std. Error Mean	Lower	Upper				
Pair 1	КуГДС30 - КуГДС 45	,03824	,13413	,03253	-,03073	,10720	1,175	16	,257	
Pair 2	КуГДС 30 - КуГДС 60	,21176	,12895	,03127	,14547	,27806	6,771	16	,000	
Pair 3	КуГДС 45 - КуГДС 60	,17353	,13995	,03394	,10157	,24549	5,112	16	,000	

Приложение №11. Результаты регрессионного анализа, эксперимент №3.

Модель	N	R-квадрат	Скорректированный R-квадрат	Стд. ошибка оценки		
1	,592 ^a	,350	,343	1,98404		
2	,630 ^b	,397	,385	1,92093		
3	,650 ^c	,422	,404	1,88981		
a. Предикторы: (конст) onset_latency						
b. Предикторы: (конст) onset_latency, nystagm_duration						
c. Предикторы: (конст) onset_latency, nystagm_duration, time_before_click						
Дисперсионный анализ ^d						
Модель		Сумма квадратов	ст.св.	Средний квадрат	F	Знч.
1	Регрессия	211,937	1	211,937	53,840	,000 ^a
	Остаток	393,642	100	3,936		
	Всего	605,578	101			
2	Регрессия	240,272	2	120,136	32,557	,000 ^b
	Остаток	365,307	99	3,690		
	Всего	605,578	101			
3	Регрессия	255,583	3	85,194	23,855	,000 ^c
	Остаток	349,995	98	3,571		
	Всего	605,578	101			
a. Предикторы: (конст) onset_latency						
b. Предикторы: (конст) onset_latency, nystagm_duration						
c. Предикторы: (конст) onset_latency, nystagm_duration, time_before_click						
d. Зависимая переменная: magnitude						

Коэффициенты ^a						
Модель		Нестандартизованные коэффициенты		Стандартизованные коэффициенты	t	Знч.
		B	Стд. Ошибка	Бета		
1	(Константа)	12,396	1,112		11,144	,000
	onset_latency	-,257	,035	-,592	-7,338	,000
2	(Константа)	7,772	1,986		3,913	,000
	onset_latency	-,164	,048	-,377	-3,437	,001
	nystagm_duration	,210	,076	,304	2,771	,007
3	(Константа)	5,336	2,281		2,340	,021
	onset_latency	-,106	,055	-,244	-1,943	,055
	nystagm_duration	,169	,077	,245	2,187	,031
	time_before_click	,188	,091	,240	2,071	,041

a. Зависимая переменная: magnitude

Исключенные переменные ^d						
Модель		Бета включения	t	Знч.	Частная корреляция	Статистики коллинеарности
						Толерантность
1	nystagm_duration	,304 ^a	2,771	,007	,268	,505
	time_before_click	,306 ^a	2,677	,009	,260	,469
	KUGDS	-,139 ^a	-1,429	,156	-,142	,677
2	time_before_click	,240 ^b	2,071	,041	,205	,438
	KUGDS	-,092 ^b	-,949	,345	-,095	,652
3	KUGDS	-,080 ^c	-,838	,404	-,085	,649

a. Предикторы в модели: (конст) onset_latency

b. Предикторы в модели: (конст) onset_latency, nystagm_duration

c. Предикторы в модели: (конст) onset_latency, nystagm_duration, time_before_click

d. Зависимая переменная: magnitude