

Обучение произвольному контролю позы с использованием зрительной обратной связи у больных спиноцеребеллярными дегенерациями

К.И. УСТИНОВА, М.Е. ИОФФЕ, Л.А. ЧЕРНИКОВА, М.А. КУЛИКОВ, С.Н. ИЛЛАРИОШКИН, Е.Д. МАРКОВА

Voluntary postural control learning with a use of visual biofeedback in patients with spinocerebellar degenerations

K.I. USTINOVA, M.E. IOFFE, L.A. CHERNIKOVA, M.A. KULIKOV, S.N. ILLARIOSHKIN, E.D. MARKOVA

НИИ неврологии РАМН, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва

Целью исследования явилась оценка возможности и особенностей обучения произвольному контролю позы с использованием обратной связи по стабиллограмме у больных спиноцеребеллярными атаксиями. Наблюдали 37 больных с разными формами спиноцеребеллярных дегенераций и 13 здоровых. Обследованные обучались произвольному перемещению центра давлений (ЦД) с помощью зрительной обратной связи в процессе компьютерных стабиллографических игр. В этих играх тестировалась способность к обучению двум разным видам произвольного контроля позы: общей стратегии перемещения ЦД и точной координации перемещения ЦД. Показано, что у больных спиноцеребеллярными дегенерациями, несмотря на нарушения статической позы и способность произвольно контролировать положение ЦД, происходит обучение произвольному контролю вертикальной позы при использовании обратной связи по стабиллограмме. Но в отличие от здоровых, хотя в процессе обучения происходит улучшение формируемой координации, это не оказывает существенного влияния на характеристики статической позы, в частности на латеральные колебания ЦД. Полученные результаты свидетельствуют о вовлечении мозжечка в оба вида контроля позы, что отличает их от патологии, обусловленной моторной корой и nigro-стриарной системой, которые вовлечены только в один из них.

Ключевые слова: спиноцеребеллярные дегенерации, двигательное обучение, произвольная регуляция позы.

The study aimed at evaluation of possibility and features of voluntary postural control learning using biofeedback from a force platform in patients with spinocerebellar ataxias. Thirty-seven patients with different forms of spinocerebellar degenerations and 13 age-matched healthy subjects were trained to shift the center of pressure (CP) during several stabilographic computer games which tested an ability to learn 2 different types of voluntary postural control: general strategy and precise coordination of CP shifting. Despite the disturbances of static posture and ability for voluntary control of CP position, patients with spinocerebellar degenerations can learn to control a vertical posture using biofeedback on stabilogram. In contrast to healthy subjects, improvement of coordination in the training process does not exert a significant influence on the static posture characteristics, in particular on lateral CP oscillations. The results obtained suggest involvement of the cerebellum in both types of postural control that distinguishes them from pathology caused by motor cortex and nigro-striatal system involved only in one type of postural control.

Key words: spinocerebellar degenerations, motor learning, voluntary postural control.

Zh Nevrol Psikhiatr Im SS Korsakova 2004;104: 2: 27—32

Спиноцеребеллярные дегенерации (спиноцеребеллярные атаксии) относятся к группе прогрессирующих нейродегенеративных заболеваний, основное клиническое проявление которых — это нарушение координации движений и позной регуляции, являющееся в свою очередь следствием поражения мозжечка и его афферентных и эфферентных связей [2, 10]. Эффективные патогенетические методы лечения этих заболеваний до сих пор не разработаны [2]. Тем не менее, как считают многие авторы, более длительной сохранности функциональной активности у подобных больных способствует двигательная активизация, направленная на тренировку различных функций и обучение отдельным позным и двигательным навыкам [3, 8, 17]. Однако это очевидное с позиций нейрореабилитации утверждение имеет по меньшей мере два спорных момента. Во-первых, по мнению некоторых авторов, формирование новых двигательных навыков, в том числе с использованием сигналов об-

ратной связи, позволяющих корректировать ошибочность действий при обучении, не дает сколь-либо значимых положительных реабилитационных эффектов у больных со спиноцеребеллярными атаксиями [10, 22]. Во-вторых, не вполне ясно, возможно ли вообще обучение новым двигательным навыкам этих больных. Ведь согласно некоторым современным представлениям о специализации отдельных систем мозга в разных видах двигательного обучения [11, 12], мозжечок является основной структурой так называемого «управляемого обучения» (supervised learning), т.е. обучение по внутренней модели с обратной связью, при котором больной постоянно осведомлен об успешности или неуспешности собственных действий [5, 7, 9, 16, 18, 19]. В основе этих представлений лежат гипотезы D. Magt [19] и J. Albus [7] о роли мозжечка в обучении и экспериментальные данные о программировании движений в мозжечке [4, 8, 15], а также современные понятия о внутренней модели и коррекции двигательных программ по сигналу ошибки [11, 13, 14, 18, 23], которые в значительной степени являются

развитием идей Н.А. Бернштейна [1] относительно модели потребного будущего и кольцевого управления.

Сказанное обосновывает целесообразность исследования возможности обучения с обратной связью при поражениях мозжечка, тем более что, как было показано ранее, в такое обучение вовлечены и другие структуры, в частности моторная кора [3, 6].

С практической точки зрения важен также вопрос о целесообразности использования методов двигательного обучения с обратной связью в реабилитации больных со спиноцеребеллярными атаксиями для повышения их функциональной активности. Поскольку одним из основных проявлений двигательных нарушений при данной патологии служит нарушение регуляции вертикальной позы, целью нашего исследования явилась оценка особенностей обучения произвольному контролю вертикальной позы с использованием биологической обратной связи по стабилотрамме у больных спиноцеребеллярными дегенерациями.

Материал и методы

Для исследования были отобраны 37 больных с разными формами спиноцеребеллярных дегенераций (15 мужчин и 22 женщины): 9 с наследственными моногенными вариантами атаксий (спиноцеребеллярная атаксия 1-го типа — 2, 3-го типа — 2, 6-го типа — 1, болезнь Фридрейха — 1, недифференцированные формы аутосомно-доминантных атаксий — 3) и 28 со спорадическими формами этих заболеваний (оливопонтоцеребеллярная атрофия и врожденная гипоплазия мозжечка). Возраст обследованных ($M \pm SD$) составил 42 ± 14 лет (от 16 до 73 лет). Степень выраженности атаксии, оценивавшаяся с помощью секции В шкалы E. Pourcher и A. Varbeau [21], составила $18,9 \pm 6,1$ балла (максимально возможное значение 45 баллов). Помимо собственно атаксии, практически все больные имели сопутствующие негрубые проявления повреждений пирамидных, экстрапирамидных и периферических двигательных систем. Средняя степень пирамидных повреждений по шкале E. Pourcher и A. Varbeau составила $0,9 \pm 0,9$ балла (максимально возможное значение 6 баллов), экстрапирамидных — $1,0 \pm 1,9$ балла (максимальное значение 33 балла), степень нарушения мышечного тонуса и снижения рефлексов — $5,7 \pm 7,7$ балла (максимальное значение 33 балла).

Группу сравнения составили 13 здоровых испытуемых (4 мужчины и 9 женщин) в возрасте 30—74 лет (в среднем 47 ± 15 лет) без повреждений опорно-двигательного аппарата.

Все испытуемые обучались произвольному перемещению центра давлений (ЦД) с помощью компьютерного стабиланализатора Стабилан-01 со зрительной обратной связью, разработанного ЗАО ОКБ «Ритм» (Таганрог), с радиусом поля регистрации координат ЦД 150 мм и допустимым отклонением в их оценке не более 2%.

Обучение происходило в процессе выполнения испытуемыми заданий в двух компьютерных стабилотрафических играх «Мячики» и «Кубики» (рис. 1). Принцип их выполнения был одинаков. Испытуемый должен, стоя на стабилотрафической платформе перед монитором, путем перемещения корпуса относительно стоп совмещать свой ЦД, демонстрируемый на экране в виде курсора, с мишенью и далее перемещать ее в обозначенное место. Границы поля координат, в котором разворачивался игровой сюжет, составляли ± 64 мм от реального положения ЦД человека.

Компьютерные игры различались формой выполнения. В игре «Мячики» мишень возникала в случайной последовательности в разных частях экрана и далее ее нужно было доставить в одну из трех расположенных в ряд и обозначенных также случайно корзин. Диаметр корзины соответство-

вал 43—44 мм реального смещения ЦД. В игре «Кубики» мишень постоянно возникала в одном и том же месте в верхней части экрана и потом переносилась испытуемым вниз для выстраивания строки. Ширина «кубика» соответствовала 25—26 мм реального смещения ЦД испытуемым.

За каждую правильно выполненную двигательную операцию (перенос мяча в корзину или укладывание кубика в строку) начислялся 1 балл, после чего двигательное задание повторялось. В игре «Кубики» за каждую уложенную строку добавлялось 5 баллов. От испытуемого требовалось набрать максимально возможное число баллов за 2 мин игрового времени. Испытуемые выполняли задания каждой игры по одному разу (2 мин) ежедневно в течение 10 дней. Далее рассчитывались средние для группы результаты обеих игр за день.

Кроме того, у всех испытуемых оценивалась статическая устойчивость при спокойном стоянии с открытыми глазами в течение 30 с. В качестве показателей устойчивости анализировались амплитуда смещения ЦД в сагиттальной и фронтальной плоскостях, а также длина и площадь статокинезограммы.

Обработка полученных данных проводилась с помощью пакета статистических программ Statistica 6.

Результаты

Прежде чем обсуждать обучение произвольному управлению позой у больных спиноцеребеллярными дегенерациями, следует сказать об особенностях их статической вертикальной позы.

Стабилометрические характеристики вертикальной позы при спокойном стоянии представлены в табл. 1. Из нее видно, что амплитуда колебаний ЦД и соответственно длина и площадь статокинезограммы в группе больных с высокой достоверностью превос-

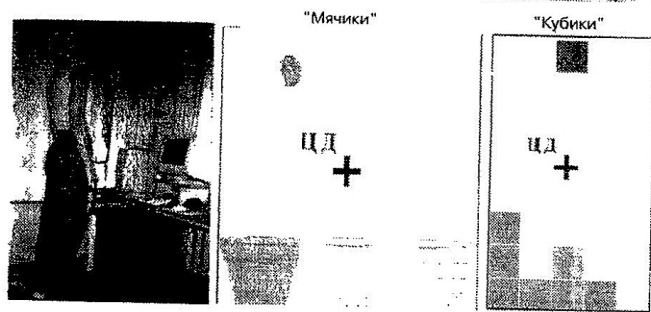


Рис. 1. Установка для обучения и фрагменты компьютерных стабилотрафических игр.

Таблица 1. Стабилометрические показатели при спокойном стоянии у больных спиноцеребеллярными дегенерациями и здоровых испытуемых ($M \pm m$)

Показатель	Больные	Здоровые
Амплитуда колебаний ЦД в переднезаднем направлении, мм	$4,40 \pm 0,56$	$1,93 \pm 0,19^*$
Амплитуда колебаний ЦД в латеральном направлении, мм	$6,20 \pm 0,68$	$2,92 \pm 0,32^*$
Длина статокинезограммы, мм/с	$25,92 \pm 4,42$	$7,82 \pm 0,74^*$
Площадь статокинезограммы, мм ² /с	$90,48 \pm 26,8$	$8,47 \pm 1,44^*$

Примечание. * — $p < 0,001$.

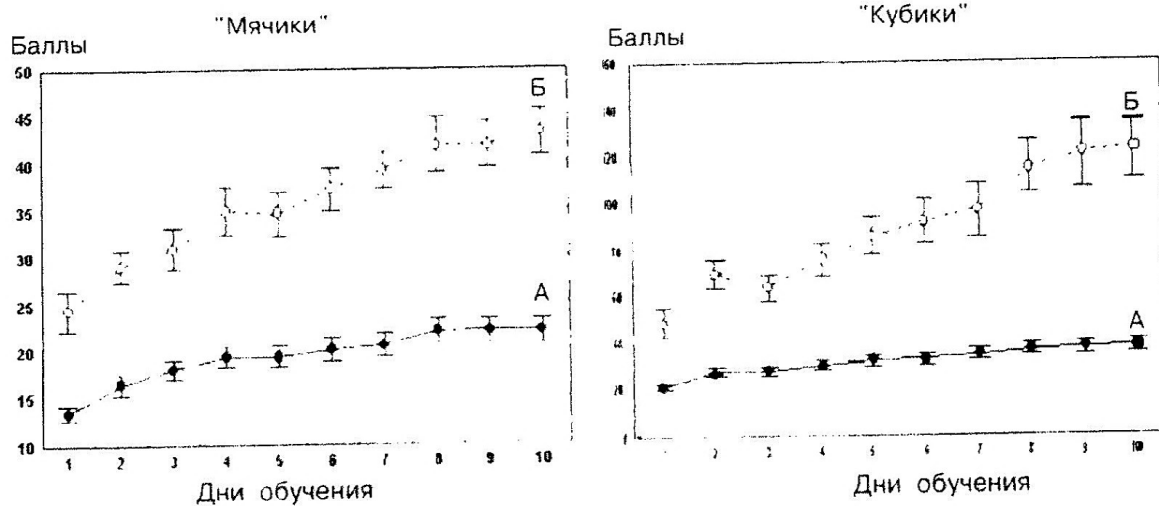


Рис. 2. Динамика обучения в группах больных (А) и здоровых испытуемых (Б).

ходят аналогичные значения у здоровых испытуемых. Данный факт свидетельствует о существенном нарушении произвольной позной регуляции у больных спиноцеребеллярными дегенерациями.

Рассмотрим теперь характеристики обучения произвольному управлению позой.

Динамика формирования навыка произвольного управления ЦД в группах больных и здоровых представлена на рис. 2. Анализировались два основных параметра реализации произвольного позного контроля, условно обозначенные как «выполнение» и «обучение». Под «выполнением» понималась успешность реализации задания (в баллах) в 1-й день. Этот параметр характеризует способность испытуемых произвольно управлять положением ЦД без специальной тренировки¹. «Обучением» считалось изменение успешности выполнения задания в процессе 10-дневной тренировки. Иными словами, речь идет о последовательном (в течение 10 дней) совершенствовании навыка произвольного управления позой.

У больных выполнение обоих стабิโลграфических игр в 1-й день исследования было достоверно снижено ($p < 0,001$) по сравнению со здоровыми испытуемыми (см. рис. 2).

Для оценки процесса обучения проводили регрессионный анализ. При этом использовали экспоненциальную модель, описываемую уравнением:

$$y = A[1 - \exp(-Bt)] + C,$$

где A — разница между асимптотой (максимально возможным уровнем обучения в группе) и значением в начале обучения (C), B — показатель, определяющий темп обучения в момент t (t — соответствующий день обучения). Эта модель позволяла сравнить величины асимптот, характеризующих максимально возможный уровень обучения в исследуемых группах. Следует сказать, что результат 10-дневного обучения может не достигать максимально возможного (асимптотического) значения. Оказалось, что максимально возможный уровень обучения в обеих играх досто-

верно ($p < 0,001$) различается между здоровыми испытуемыми и больными мозжечковыми атаксиями. При этом в обеих играх больные атаксиями практически достигают своего максимально возможного уровня уже на 8-й день обучения, тогда как здоровые испытуемые далеко не достигают своего максимума и после 10-дневного обучения.

Для сравнения скорости обучения в группах больных и здоровых использовали линейную модель, в которой темп обучения пропорционален логарифму времени обучения. Она описывается уравнением:

$$y = A + B \log_{10} t,$$

где A — ожидаемое значение измеряемого показателя в 1-й день обучения, B — коэффициент регрессии. При этом прирост изменяется пропорционально логарифму времени. Оказалось, что каждая модель описывает 90—99% общей дисперсии. Для сравнения скорости обучения сравнивали угол наклона линий регрессии соответствующих кривых обучения. Результаты анализа хода обучения в течение 10 дней представлены на рис. 3.

Как в игре «Мячики», так и в игре «Кубики» наклон линий регрессии у больных спиноцеребеллярными дегенерациями достоверно меньше, чем у здоровых испытуемых ($p < 0,001$). Таким образом, в обеих играх обучение произвольному управлению позой при поражении мозжечка существенно нарушено. Тем не менее коэффициенты регрессии в группе больных достоверно отличны от нуля в процессе как игры «Мячики», так и игры «Кубики» ($p < 0,001$). Это доказывает, что в обеих играх имело место достоверное обучение.

Перейдем к вопросу о возможном влиянии статической позной устойчивости на произвольную позную регуляцию.

В табл. 2 представлены коэффициенты корреляции стабิโลметрических показателей статической устойчивости позы и параметров, характеризующих произвольный позный контроль, у больных спиноцеребеллярными дегенерациями. Параметр «выполнение» подразумевает количество набранных очков при выполнении игры в 1-й день, а параметр «обучение» характеризует улучшение результата к концу курса в процентах от начального значения. Из таблицы вид-

¹ Очевидно, обучение происходило и в процессе одной 2-минутной игры в течение 1-го дня, однако мы не анализировали этот процесс.

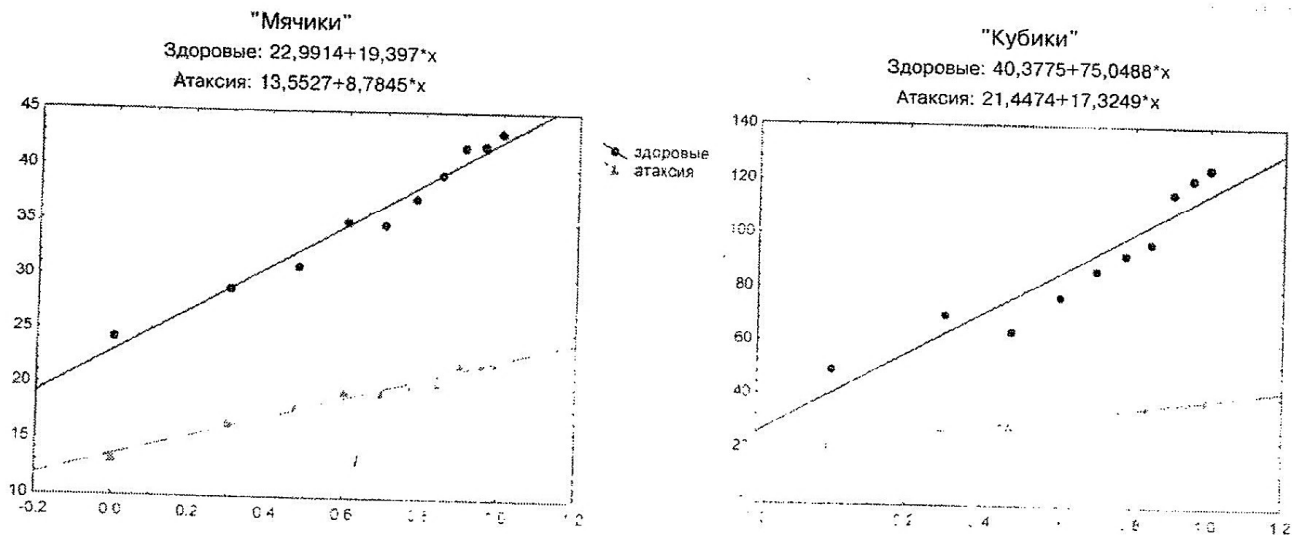


Рис. 3. Линии регрессии, описывающие ход обучения. По оси абсцисс — десятичный логарифм числа дней обучения.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции показателей успешности выполнения заданий стабилграфических игр и стабилметрических характеристик позы у больных спиноцеребеллярными дегенерациями

Показатель	«Мячики»		«Кубики»	
	выполнение	обучение	выполнение	обучение
Амплитуда колебаний ЦД в переднезаднем направлении, мм	-0,13	0,03	-0,14	-0,04
Амплитуда колебаний ЦД в латеральном направлении, мм	-0,18	-0,28	-0,01	-0,37*
Длина статокинезиграмм, мм/с	0,03	-0,29	-0,07	-0,35*
Площадь статокинезиграмм, мм ² /с	0,10	0,01	-0,10	0,06

Примечание. * — $p < 0,05$.

Таблица 3. Стабилметрические показатели у больных спиноцеребеллярными дегенерациями до и после курса обучения ($M \pm m$)

Показатель	До обучения	После обучения	p
Амплитуда колебаний ЦД в переднезаднем направлении, мм	4,40 ± 0,56	5,48 ± 0,78	0,32
Амплитуда колебаний ЦД в латеральном направлении, мм	6,20 ± 0,68	7,59 ± 1,0	0,31
Длина статокинезиграмм, мм/с	25,92 ± 4,42	27,10 ± 4,55	0,87
Площадь статокинезиграмм, мм ² /с	90,48 ± 26,8	104,31 ± 34,01	0,77

но, что некоторые стабилметрические характеристики статической позы больных, а именно амплитуда перемещений ЦД в латеральном направлении и длина статокинезиграмм, достоверно связаны лишь с динамикой обучения в игре «Кубики». Между остальными параметрами достоверной корреляции выявлено не было.

Существенно также было проанализировать, влияет ли в свою очередь обучение произвольному контролю позы на функцию ее произвольной регуляции. Результаты, представленные в табл. 3, свидетельствуют об отсутствии значимого положительного влияния обучения на устойчивость статической позы у больных спиноцеребеллярными дегенерациями.

На рис. 4 в качестве примера представлены временной ход стабилграммы и траектория ЦД в процессе заполнения одной строки (перенос 5 кубиков)

в игре «Кубики» в 1-й и последний дни обучения у одного из больных. Как видим, несмотря на некоторое увеличение точности и уменьшение времени заполнения строки (до вертикальной линии на верхних фрагментах), и после обучения сохраняются латеральные «выбросы» ЦД, т.е. внезапные неритмические качания вбок.

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что как устойчивость при спокойном стоянии, так и произвольное управление позой у больных спиноцеребеллярными дегенерациями существенно нарушены. Сами по себе эти результаты закономерны, поскольку поддержание и изменение позы обеспечиваются главным образом координацией мышц туловища и нижних конечностей, которая как раз и нарушается в первую

1-й день

10-й день

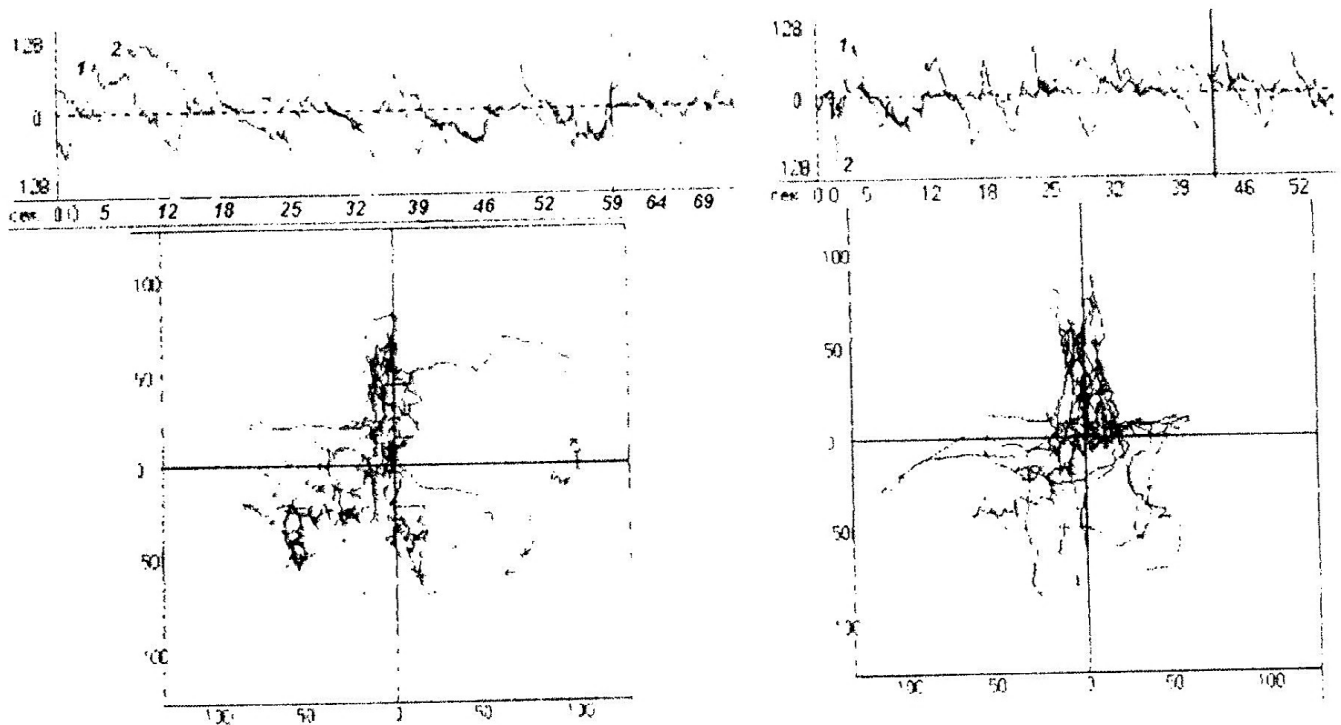


Рис. 4. Временной ход стабилограммы (верхние фрагменты) и траектория центра давлений в игре «Кубики» у больного мозжечковой атаксией в начале и в конце обучения.

На верхних фрагментах по оси абсцисс — время, с; по оси ординат — смещение ЦД, мм. 1 — смещение ЦД в сагиттальной, 2 — во фронтальной плоскостях. Вертикальная линия — момент завершения строки (5 кубиков). На нижних фрагментах — смещение ЦД во фронтальной (ось абсцисс) и сагиттальной (ось ординат) плоскостях, мм.

очередь при поражениях мозжечка. Тем не менее обучение произвольному контролю позы было возможно, хотя и глубоко нарушено. Это говорит о том, что мозжечок, будучи активно вовлечен в процесс обучения по обратной связи, по-видимому, не является единственной структурой, ответственной за такое обучение, как это и предполагается в ряде работ [11, 16, 18].

Можно было думать, что нарушения произвольного контроля позы и обучения есть результат нарушения произвольного контроля позы со стороны мозжечка. Действительно, оказалось, что степень латеральных колебаний ЦД отрицательно коррелирует с ходом обучения (но не с уровнем произвольного контроля перед началом обучения!) в игре «Кубики». Существуют косвенные данные о разных механизмах супраспинального контроля переднезадних и латеральных колебаний ЦД при стоянии [20]. Можно предположить, что одни и те же мозжечковые механизмы задействованы в контроле латеральных смещений ЦД и в обучении в игре «Кубики».

В связи с этим встает вопрос, почему те же механизмы не влияют на обучение в игре «Мячики». Очевидно, это обусловлено разным характером задач в применявшихся играх. Игра «Мячики» требовала меньшей точности перемещения ЦД при выполнении задания, но имела большую вариативность используемых двигательных комбинаций. Мишень в этой игре появлялась в разных местах экрана, и активировались разные корзины, куда следовало переместить мишень.

Поэтому испытуемый не формировал определенную жесткую координацию, а обучался быстро перемещать ЦД в нужном направлении, т.е. вырабатывал общую стратегию произвольного управления ЦД. Напротив, игра «Кубики» представляла собой однотипную двигательную задачу, но требовала большей точности ее исполнения, т.е. формирования новой тонкой позы координации.

Таким образом, в применявшихся играх тестировалась способность к обучению двум разным компонентам произвольного контроля позы — общей стратегии перемещения ЦД и точной координации перемещения ЦД. Показано, что обучение обоим этим компонентам нарушается при поражениях мозжечка. Это в общем не противоречит представлениям о специфической функции мозжечка в обучении с обратной связью [11, 16, 18]. Роль мозжечка в формировании новых позы координаций была показана и в экспериментах на животных [15].

Почему увеличение латеральных колебаний ЦД может затруднять формирование новой позы координации при обучении в игре «Кубики»? Поскольку формируемая координация включает точные перемещения ЦД в переднезаднем направлении, возможно, что колебания в латеральном направлении, интерферируя с произвольными отклонениями в переднезаднем направлении, являются одной из причин наблюдавшихся нарушений обучения. Однако хотя в процессе обучения происходило достоверное улучшение формируемой координации, это не оказало существ-

венного влияния на характеристики статической позы, в частности на латеральные колебания ЦД, что не вполне согласуется с высказанным предположением.

Недавно показано [4], что при аналогичной тренировке в процессе реабилитации у больных с постинсультными гемипарезами и при болезни Паркинсона преимущественно нарушается обучение одному из компонентов произвольного контроля позы. Так, у больных паркинсонизмом больше страдает обучение общей стратегии перемещения ЦД, тогда как при гемипарезах главным образом нарушается формирование точной позной координации. Это, с одной стороны, еще раз свидетельствует о том, что мозжечок не является единственной структурой, вовлеченной в процесс такого обучения, а с другой — показывает специфическую роль каждой из пораженных структур: базальные ганглии больше вовлечены в обучение общей стратегии изменения позы, а моторная кора и пирамидная система — в формирование нового координационного рисунка. В то же время, как показывают результаты настоящей работы, мозжечок активно вовлечен в оба компонента обучения произвольному контролю позы.

В целом на основании полученных результатов можно сделать заключение, что в реабилитации больных спиноцереbellлярными дегенерациями следует использовать методы обучения с обратной связью для

формирования у них навыков произвольного управления позой. Несмотря на то что мозжечок в разной степени участвует в разных видах такого обучения, оно достоверно происходит при тренировке больных с поражениями мозжечка.

Таким образом, при поражениях мозжечка нарушается обучение двум компонентам произвольного контроля позы — общей стратегии перемещения центра давлений и точной координации перемещения центра давлений. У больных спиноцереbellлярными дегенерациями, несмотря на нарушения статической позы и способности произвольно контролировать положение центра давлений, происходит обучение произвольному контролю вертикальной позы при использовании обратной связи по стабилотрамме. Нарушения обучения новой позной координации достоверно связаны с некоторыми нарушениями статической позы, а именно с амплитудой латеральных смещений центра давлений и с общей длиной траектории центра давлений. В то же время само обучение не оказывает достоверного положительного влияния на статическую позную устойчивость у больных со спиноцереbellлярными дегенерациями.

Работа поддержана грантами РФНФ №00-06-00242 и 03-06-00248 и РФФИ №01-04-49296 и 02-04-48410.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М 1966.
2. Иванова-Смоленская И.А., Маркова Е.Д., Иллариошкин С.Н., Никольская Н.Н. Наследственные спиноцереbellлярные дегенерации. Наследственные болезни нервной системы. Под ред. Ю.Е. Вельтишева, П.А. Темина. М 1998; 9—102.
3. Иоффе М.Е. Механизмы двигательного обучения. М: Наука 1991.
4. Иоффе М.Е., Устинова К.И., Черникова Л.А. и др. Особенности обучения произвольному контролю позы при поражениях пирамидной и нигростриарной систем. Журн высш нервн деят 2003; 53: 3: 306—312.
5. Козловская И.Б. Аfferентный контроль произвольных движений. М: Наука 1976.
6. Устинова К.И., Черникова Л.А., Иоффе М.Е., Слива С.С. Нарушения обучения произвольному контролю вертикальной позы при корковых поражениях различной локализации: к вопросу о корковых механизмах регуляции позы. Журн высш нервн деят 2000; 50: 3: 421—433.
7. Albus J.S. A theory of cerebellar function. J Math Biosci 1971; 10: 1: 25—61.
8. Brandt T., Krafczyk S., Malsbenden I. Postural imbalance with head extension: improvement by training as a model for ataxia therapy. Ann NY Acad Sci 1981; 374: 636—649.
9. Brooks V.B. The neural basis of motor control. NY: Oxford Univ Press 1986.
10. Diener H.C., Dichgans J. Pathophysiology of cerebellar ataxia. J Mov Disord 1992; 7: 95—109.
11. Doya K. What are the computations of the cerebellum, of the basal ganglia, and cerebral cortex. J Neural Networks 1999; 12: 7—8: 961—974.
12. Houk J.C., Wise S.P. Distributed modular architectures linking basal ganglia, cerebellum and cerebral cortex: Their role in planning and controlling action. J Cerebr Cortex 1995; 2: 1: 95—110.
13. Imazumi H., Uno Y., Kawato M. Internal representations of the motor apparatus: implications from generalization in visiomotor learning. J Exp Psychol Hum Percept Perform 1995; 21: 5: 1174—1198.
14. Imazumi H., Miyauchi S., Tamada T. et al. Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. Nature 2000; 403: 192—195.
15. Ioffe M.E., Vasilyeva O.N., Balezina N.P. et al. On the role of n. interpositus in motor learning after dentate lesions in dogs. In: D Stuart (ed.). Motor Control-VII. Motor Control Press, Tucson, AZ 1996; 181—182.
16. Ito M. The cerebellum and neural control. NY: Raven Press 1984.
17. Jobst U. Posturographic biofeedback training in equilibrium disorders. J Fortschr Neurol Psychiat 1989; 57: 1: 74—80.
18. Kawato M., Gomi H. A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback-error learning. J Biol Cybern 1992; 68: 1: 95—103.
19. Marr D. A theory of cerebellar cortex. J Physiol 1969; 202: 2: 437—470.
20. Morrison S. Postural sway-tremor interactions during quiet stance. Abstr. XVIth Conf. Int. Soc. Postural and Gait Research. Sydney 2003. 55—56.
21. Pourcher E., Barbeau A. Field testing of an ataxia scoring and standing system. Can J Neurol 1980; 7: 4: 339—347.
22. Saling M., Kordoba I., Hruby M., Illavacka F. Quantitative evaluation of disorders of upright posture using stabilometry. J Cesk Neurochir 1991; 54: 1: 14—21.
23. Thach W.T. On the specific role of the cerebellum in motor learning and cognition: Clues from PET activation and lesion studies in man. Behav Brain Sci 1996; 19: 411—431.

Поступила 20.05.03