

УДК 612.886

**ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТОЙКИ
ПОСЛЕ ДЛИТЕЛЬНОГО КОСМИЧЕСКОГО ПОЛЕТА
У КОСМОНАВТОВ, ЛЕТАВШИХ ВПЕРВЫЕ И ПОВТОРНО**
Н.В. Шишкин, И.А. Наумов, В.В. Китов, Е.С. Томиловская

Н.В. Шишкин; И.А. Наумов; В.В. Китов;
канд. биол. наук Е.С. Томиловская (ГНЦ РФ – ИМБП РАН)

Статья посвящена анализу поструральной устойчивости космонавтов, принимавших участие в длительных космических полетах впервые и повторно. Обнаружено, что к 3-м суткам после приземления статистически значимой разницы в зависимости от наличия полетного опыта не наблюдается, однако при внутригрупповом анализе у космонавтов, летавших впервые, обнаружено значимое снижение поструральной устойчивости и выраженная динамика его восстановления в тестах, в которых ведущей афферентацией, обеспечивающей информацию о положении тела, является вестибулярный вход. **Ключевые слова:** вестибулярная система, повторные длительные космические полеты, проприоцепция, поструральная устойчивость, сенсорная организация

**Changes in Parameters of Cosmonauts' Upright Posture after the
First and Repeated Long-Duration Space Mission. N.V. Shishkin,
I.A. Naumov, V.V. Kitov, E.S. Tomilovskaya**

The paper analyses postural stability of cosmonauts after the first and repeated long-duration space mission. It was found that by the third day after landing there was no statistically significant difference depending on the space flight experience. However, an intragroup analysis showed a significant decrease of postural stability and pronounced dynamics of its recovery for cosmonauts after their first space flight in tests the leading afference of which that gives the information about body position is the vestibular input.

Keywords: vestibular system, repeated long-duration space flights, proprioception, postural stability, sensory organization

После коротких космических полетов (КП) продолжительностью 4–10 сут оценка вертикальной устойчивости, рассчитанная по среднему значению параметра Equilibrium Score (EqScore), оценивающего максимальную амплитуду колебаний центра тяжести (ЦТ) тела, возвращается к дополетным значениям ко 2–4-м сут после приземления [1]. Анализ величин, полученных в отдельных тестах у 45 астронавтов после 4–10-дневных КП, показал, что самые значимые изменения, вплоть до потери равновесия, наблюдаются в тестах, оценивающих вклад вестибулярной системы. Полное восстановление величины EqScore в этих тестах происходило к 4–8-м сут после приземления [2]. Исследователи предположили, что послеполетная поструральная атаксия

связана с изменениями, происходящими в вестибулярной (в большей мере отолитовой) петле обратной связи. Отмечалось также уменьшение важности вклада проприоцепции голеностопного сустава в результате снижения поструральной нагрузки и формирования новых стратегий движения в ходе КП. Также показано, что астронавты, летавшие впервые, и астронавты, летавшие повторно, достоверно различались по среднему значению EqScore в тестах, оценивающих вклад вестибулярной системы в вертикальное равновесие [3].

При анализе результатов поструральных исследований после коротких КП исследователи отмечают, что при сильном снижении гравито-инерционных сил изменяется восприятие пространства сенсорными системами. Отмечалась важность снижения афферентации отолитовых и опорных входов, в том числе от кожных рецепторов. Разница в поструральной устойчивости между летавшими не в первый раз астронавтами и новичками объяснялась способностью первых анализировать ошибочную (ввиду отолито-каналового конфликта) информацию от вестибулярного анализатора [4].

В предыдущих работах [5, 6] проводился анализ поструральной устойчивости астронавтов и космонавтов после длительных космических полетов на МКС. Было предположено, что, в основном, снижение поструральной устойчивости после КП связано с изменениями работы вестибулярной системы и ее связей с остальными сенсорными системами, обеспечивающими вертикальную устойчивость, и этот эффект остается значимым до 3-х сут после приземления. Восстановление вестибулярной функции космонавтов после полета происходит лишь на 8–9-е сутки после приземления, что подтверждается более ранними исследованиями [7–10]. Однако сравнения поструральной устойчивости между космонавтами, летавшими впервые и повторно, не проводилось. Дополнение картины воздействия КП на сенсорные системы организма и их адаптацию к этому воздействию крайне важна для планирования будущих миссий, особенно длительных автономных (межпланетных) космических полетов.

Цели работы

1. Провести сравнительный анализ показателей поддержания равновесия у космонавтов, принимавших участие в длительных КП впервые и повторно.
2. Выявить особенности изменений параметров вертикальной стойки, произошедшие после длительных КП у космонавтов, летавших впервые и повторно.

Материалы и методы

В эксперименте приняли участие 32 космонавта (члены экипажей экспедиций на МКС), средняя длительность КП которых составляла 182 ± 15 сут. Из них 15 космонавтов совершали первый КП, 17 – повторные (2–5-й) полеты. Далее мы будем называть эти группы «Первый КП» и «Повторный КП». Все

космонавты были извещены об особенностях эксперимента и подписали добровольное информированное согласие. Постуральные исследования проводили дважды до полета, а также на 3-и (R+3), 7-е (R+7) и 10-е (R+10) сут после завершения КП.

Для регистрации стабилметрических характеристик использовали аппаратный комплекс EquiTest Neurocom (США). Исследование состояло из 7 тестов, отличающихся условиями выполнения (рис. 1):

стандартные тесты:

- 1 – стойка с открытыми глазами (ГО) и неподвижной опорной поверхностью (НО);
- 2 – стойка с закрытыми глазами (ГЗ) и НО;
- 3 – стойка с ГО и качающимся в зависимости от сагиттальной координаты ЦТ зрительным окружением – ширмой, закрывающей поле зрения;
- 4 – стойка с ГО и колеблющейся опорной поверхностью (КО) в зависимости от сагиттальной координаты ЦТ (ось вращения проходит через ось голеностопных суставов);
- 5 – стойка с ГЗ и КО.

Модифицированные тесты [11]:

- 2m – стойка с ГЗ и качанием головой (КГ) в сагиттальной плоскости с частотой 0,33 Гц и амплитудой 40°, модулируемым специальным звуком;
- 5m – стойка с ГЗ, КО и КГ.



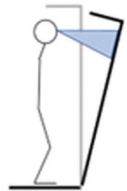




	Стандартные тесты			Модифицированные тесты
	Глаза открыты	Глаза закрыты	Глаза открыты. Колеблющееся зрительное окружение	Глаза закрыты. Колебания головой
Неподвижная опорная поверхность	 1	 2	 3	 2m
Колеблющаяся опорная поверхность	 4	 5		 5m

Рис. 1. Багаря постуральных тестов

При обработке данных анализировали комплексный безразмерный показатель вертикальной устойчивости Equilibrium Score (EqScore), измеряемый в баллах. Он вычислялся по формуле

$$\text{EqScore} = 1 - \alpha/12,5^\circ,$$

где α – угол максимального разброса колебаний ЦТ в ходе выполнения теста;

$12,5^\circ$ – максимальный угол колебаний ЦТ в нормальной популяции [12].

Перемещение ЦТ вычисляли с помощью фильтрации сагиттальной стабелограммы фильтром высоких частот Баттерворта с частотой среза 0,85 Гц [5].

Для статистического анализа использовался программный пакет Graph-Pad 8. При межгрупповом сравнении Первого и Повторного КП использовался параметрический и непараметрический двухфакторный дисперсионный анализ, для внутригруппового сравнения использовалась модель смешанных эффектов. Уровень статистической значимости $p = 0,05$. В обоих случаях использовалась поправка Шидака на множественные сравнения.

Результаты

Ни в одном постуральном тесте, кроме теста 2m (ГЗ, НО, КГ), не было обнаружено статистически значимых отличий между группами Первого и Повторного КП. Однако при рассмотрении внутригрупповых данных были найдены отличия в глубине и динамике изменений после полета.

Результаты выполнения тестов отражены и рассмотрены не по порядку проведения во время тестирования, а по удобству рассмотрения в виде усложняющейся на одно дополнительное условие задачи.

В тесте 1 (ГО, НО) значимое снижение на R+3 наблюдается только в группе Первого КП. В тесте 3 (ГО, НО, колеблющееся зрительное окружение) статистически значимое снижение EqScore после КП наблюдается в обеих группах космонавтов, однако значимое увеличение EqScore от сессии R+3 к R+10 обнаружено только в группе Первого КП. В тесте 4 (ГО, КО) значимое снижение постуральной устойчивости после КП также наблюдается в обеих группах, однако в группе Первого КП к R+10 этот эффект сохраняется, тогда как в группе Повторного КП на R+7 уже не наблюдается значимых отличий от исходных значений (рис. 2).

В тесте 2 (ГЗ, НО) в группе Первого КП наблюдается значимое отличие между предполетными результатами и результатами, полученными на R+7. Данный эффект еще сильнее проявляется при добавлении вестибулярного возмущения, осуществляемого с помощью качаний головой в тесте 2m, при котором на R+7 проявляется значимое различие между постуральной устойчивостью в группе Первого и Повторного КП (рис. 3).

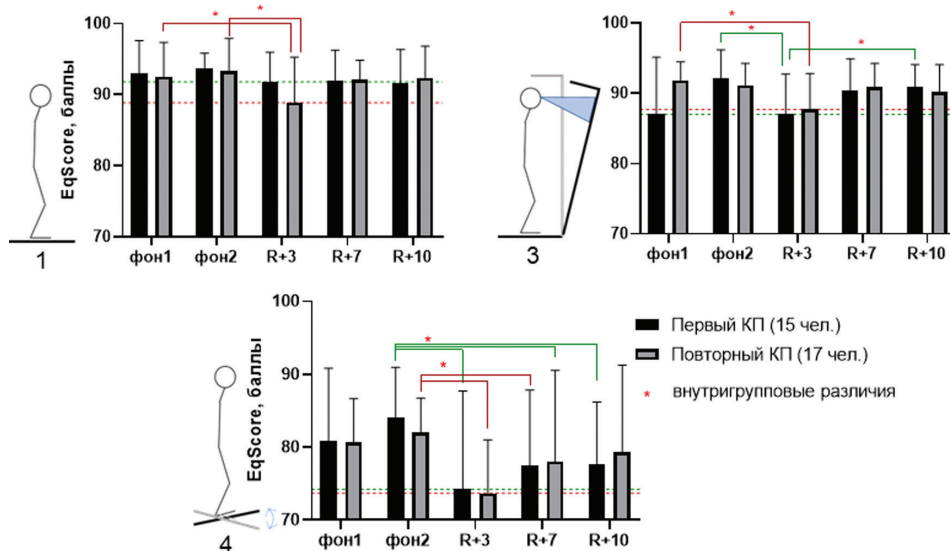


Рис. 2. Значения показателя EqsScore в 1, 3, 4-м постральных тестах: фон1 – 1-е, фон2 – 2-е исследование до полета; R+3 – 3 сут, R+7 – 7 сут, R+10 – 10 сут после приземления

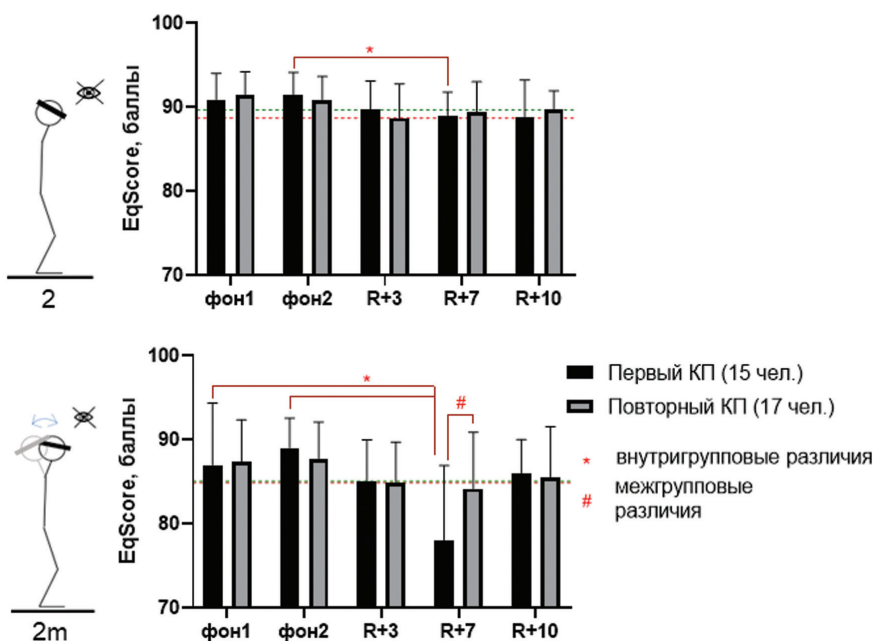


Рис. 3. Значения показателя EqsScore в 1, 3, 4-м постральных тестах: фон1 – 1-е, фон2 – 2-е исследование до полета; R+3 – 3 сут, R+7 – 7 сут, R+10 – 10 сут после приземления

В тесте 5 (ГЗ, КО) в группе Первого КП наблюдается значимое снижение постуральной устойчивости на R+3, а также статистически значимое увеличение EqScore от сессии R+3 к R+10; подобных изменений не наблюдается в группе Повторного КП. В тесте 5m значимое снижение постуральной устойчивости наблюдается только в группе Первого КП. Эффект сохраняется вплоть до 7-х сут после приземления; также наблюдается статистически значимое увеличение EqScore от сессии R+3 к R+10 (рис. 4).

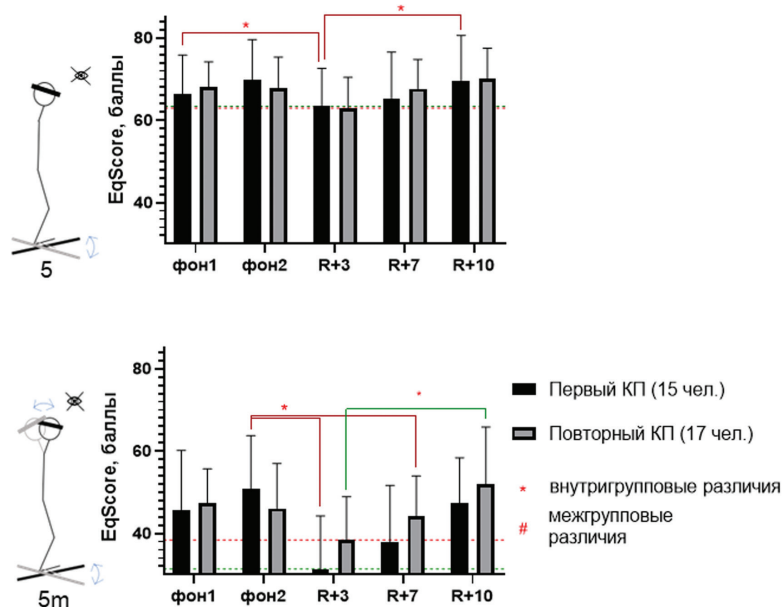


Рис. 4. Значения показателя EqScore в 1, 3, 4-м постуральных тестах: фон1 – 1-е, фон2 – 2-е исследование до полета; R+3 – 3 сут, R+7 – 7 сут, R+10 – 10 сут после приземления

Обсуждение

Мы не нашли статистически значимых различий на 3-и сут после приземления между постуральной устойчивостью космонавтов, летавших впервые и повторно. Однако в тестах 5 и 5m с максимальным вкладом вестибулярной афферентации в постуральную устойчивость (закрытые глаза, колебания опоры, неподвижная либо качающаяся голова) у группы впервые летавших космонавтов наблюдалось статистически значимое снижение постуральной устойчивости на R+3 и R+7 сут после КП; в группе повторно летавших космонавтов подобных достоверных нарушений постуральной устойчивости выявлено не было.

Данный факт входит в некоторое противоречие с анализом послеполетной адаптации вестибулярной функции космонавтов после длительных КП

[13, 14]. Следует отметить, что в указанных исследованиях космонавты принимали участие уже на 1–2-е сут после приземления, когда и наблюдались наиболее выраженные нарушения вестибулярной функции с наличием атипичных вестибулярных реакций. Вероятно, при проведении постуральных исследований в более ранние сроки (на R+1–R+2 сут после КП) различия между этими группами проявились бы. С другой стороны, нельзя исключить из рассмотрения компенсацию нарушений вестибулярной функции проприоцептивной афферентацией при поддержании равновесия. Несмотря на то, что колебания платформы должны «зашумлять» проприоцептивный вход (информацию об угле в голеностопном суставе, по которой, зная наклон опорной поверхности, можно построить схему тела относительно вектора силы тяжести), они осуществляются в зависимости от перемещения ЦТ, которое точно отражает угол в голеностопном суставе лишь при модели перевернутого маятника, предполагающей ось вращения только вокруг голеностопа. В предыдущих исследованиях было показано, что после КП при колебаниях опорной поверхности увеличивается влияние тазобедренной стратегии поддержания равновесия [6], что, вероятно, снижает степень «зашумления» голеностопного сенсомоторного входа и тем самым помогает последнему активней участвовать в компенсации изменений в вестибулярной функции. Это подтверждается исследованиями восстановления вестибулярной функции после КП. В исследовании наших зарубежных коллег была обнаружена статистически значимая разница в показателях, оценивающих отолито-окулярный рефлекс между впервые и повторно летавшими астронавтами, которая нивелировалась к 4–7-м сут после приземления [14]. Тестирование проводилось во вращающемся относительно оси правого или левого внутреннего уха кресле с закрытой ширмой, прикрепленной к нему; регистрировалось противовращение глазного яблока вслед за результирующим вектором силы тяжести и центробежной силы. Исследования, проведенные специалистами ГНЦ РФ – ИМБП РАН с наклонами головы для регистрации противовращения глаз, показали, что значимые отличия между Первым и Повторным КП сохраняются вплоть до 9-х сут после приземления [13]. Было выдвинуто предположение, что наружная относительно центробежной силы стенка ширмы, о которую опирался астронавт во время вращения, давала дополнительный проприоцептивный поток, интегрирующийся в систему определения положения тела в пространстве к 3-м сут после приземления и помогающий оценить величину центробежной силы и вычленив вектор силы тяжести, относительно которого ориентируется взор [15].

Оказалось неожиданным, что значимое снижение равновесия на 3-и сут после приземления, наблюдаемое в общей группе в самом простом тесте – с открытыми глазами на неподвижной опоре [6] – обусловлено изменениями в группе Повторного КП. Возможно, в данном случае имеет значение тот факт, что возраст космонавтов в группе Повторный КП был достоверно выше, чем в группе Первый КП (41,6 и 48,4 года, $p = 0,0002$) (рис. 5).

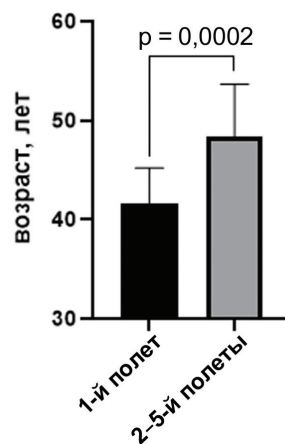


Рис. 5. Средний возраст космонавтов на момент полета в группах Первого и Повторного КП

Известно, что пороги чувствительности вестибулярного аппарата изменяются после 40 лет [16]. Однако известно, что зрительная проприоцептивная системы более точны в определении наклона тела по сравнению с вестибулярной, порог определения наклона у которой колеблется от 1 до 2°, в то время как требования к предполагаемому регулятору равновесия колеблются между 12 и 20 угловыми минутами [17]. Вестибулярная система не играет большой роли при поддержании равновесия на неподвижной опоре [18]. Однако проприоцептивный вход от мышечных веретен нижних конечностей и их нервных путей также подвержен возрастным изменениям [19].

Выводы

1. На 3-и сут после приземления не наблюдалось статистически значимых межгрупповых различий в постуральной устойчивости Первого и Повторного КП, однако при анализе изменений, происходящих внутри групп, обнаружено большее влияние факторов микрогравитации на постуральную устойчивость после первого полета и выраженная динамика увеличения постуральной устойчивости в период восстановления после первого полета.

2. Разное влияние микрогравитации на постуральную устойчивость после первого и повторного полетов обусловлено изменениями, происходящими в вестибулярной системе.

3. Необходимы постуральные исследования ранее 3-х сут после приземления, чтобы определить, является ли наличие полетного опыта предиктором большей постуральной устойчивости после длительного космического полета

Работа поддержана Российской академией наук (№ 63.1).

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Recovery of Postural Equilibrium Control Following Spaceflight / W.H. Paloski, M.F. Reschke, F.O. Black, D.D. Doxey [et al.] // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 1992. – Vol. 656. – P. 747–754. – DOI: 10.1111/j.1749-6632.1992.tb25253.x
- [2] Vestibular Plasticity Following Orbital Spaceflight: Recovery from Postflight Postural Instability / F.O. Black, W.H. Paloski, D.D. Doxey-Gasway, M.F. Reschke // *Acta Oto-Laryngologica. Supplementum*. – 1995. – Vol. 520. – P. 450–454. – DOI: 10.3109/00016489509125296
- [3] Posture, Iocomotion, Spatial Orientation, and Motion Sickness as a Function of Space Flight / M.F. Reschke, J.J. Bloomberg, D.L. Harm, W.H. Paloski [et al.] // *Brain Research. Brain Research Reviews*. – 1998. – Vol. 28, No 1, 2. – P. 102–117. – DOI: 10.1016/s0165-0173(98)00031-9
- [4] Clément, G. Neurovestibular and Sensorimotor Studies in Space and Earth Benefits / G. Clément, M. Reschke, S. Wood // *Current Pharmaceutical Biotechnology*. – 2005. – Vol. 6, No 4. – P. 267–283. – DOI: 10.2174/1389201054553716
- [5] Sensory Organization of Postural Control after Long Term Space Flight / N. Shishkin, V. Kitov, D. Sayenko, E. Tomilovskaya // *Frontiers in Neural Circuits*. – 2023. – Vol. 17. – DOI: 10.3389/fncir.2023.1135434
- [6] Wood, S.J. Assessing Sensorimotor Function Following ISS with Computerized Dynamic Posturography / S.J. Wood, W.H. Paloski, J.B. Clark // *Aerospace Medicine and Human Performance*. – 2015. – Vol. 86, No 12. – P. 45–53. – DOI: 10.3357/AMHP.EC07.2015
- [7] Вестибулярная функция и космическая болезнь движения / Л.Н. Корнилова, И.А. Наумов, Д.О. Глухих, Г.А. Екимовский [и др.] // *Физиология человека*. – 2017. – Т. 5. – С. 80–93. – DOI: 10.7868/S0131164617050083
- [8] Корнилова, Л.Н. Влияние реальной и моделируемой невесомости на характеристики статических отолитовых реакций / Л.Н. Корнилова, И.А. Наумов, С.М. Макарова // *Физиология человека*. – 2011. – Т. 37, № 1. – С. 97–104.
- [9] Корнилова, Л.Н. Нейросенсорные механизмы космического адаптационного синдрома / Л.Н. Корнилова, И.Б. Козловская // *Физиология человека*. – 2003. – Т. 29, № 5. – С. 527–538.
- [10] Влияние афферентации различных сенсорных входов на отолито-окулярный рефлекс в условиях реальной и моделируемой невесомости / И.А. Наумов, Л.Н. Корнилова, Д.О. Глухих, Г.А. Екимовский [и др.] // *Физиология человека*. – 2020. – Т. 47, № 1. – С. 84–93. – DOI: 10.31857/S0131164620060089
- [11] Diagnostic Accuracy of Dynamic Posturography Testing after Short-Duration Spaceflight / V. Jain, S.J. Wood, A.H. Feiveson, F.O. Black [et al.] // *Aviation, Space, and Environmental Medicine*. – 2010. – Vol. 81, No 7. – P. 625–631. – DOI: 10.3357/asem.2710.2010
- [12] Nashner, L.M. The Organization of Human Postural Movements: A Formal Basis and Experimental Synthesis / L.M. Nashner, G. McCollum // *Behav Brain Sci*. – 1985. – Vol. 8, No 1. – P. 135–150. – DOI: 10.1017/S0140525X00020008
- [13] Ocular Counter-roll is Less Affected in Experienced Versus Novice Space Crew after Long-Duration Spaceflight / C. Schoenmaekers, C. de Laet, L. Kornilova, D. Glukhikh [et al.] // *NPJ Microgravity*. – 2022. – Vol. 8, No 1. – P. 27. – DOI: 10.1038/s41526-022-00208-5

- [14] Состояние вестибулярной функции после повторных космических полетов / И.А. Наумов, Л.Н. Корнилова, Д.О. Глухих, А.С. Павлова [и др.] // *Авиакосмическая и экологическая медицина*. – 2015. – Т. 49, № 6. – С. 33–40.
- [15] The Role of Different Afferent Systems in the Modulation of the Otolith-Ocular Reflex after Long-Term Space Flights / D.O. Glukhikh, I.A. Naumov, C. Schoenmaekers, L.N. Kornilova [et al.] // *Frontiers in Physiology*. – 2022. – Vol. 13. – DOI: 10.3389/fphys.2022.743855
- [16] Vestibular Perceptual Thresholds Increase Above the Age of 40 / M.C. Bermúdez Rey, T.K. Clark, W. Wang, T. Leeder [et al.] // *Frontiers in Neurology*. – 2016. – Vol. 7. – P. 162. – DOI: 10.3389/fneur.2016.00162
- [17] Гурфинкель, В.С. Регуляция позы человека / В.С. Гурфинкель, Я.М. Коц, М.Л. Шик; Акад. наук СССР. Ин-т биол. физики. – Москва: Наука, 1965. – 256 с.
- [18] Organization of Posture Controls: an Analysis of Sensory and Mechanical Constraints / L.M. Nashner, C.L. Shupert, F.B. Horak, F.O. Black // *Progress in Brain Research*. – 1989. – Vol. 80. – P. 411–418. – DOI: 10.1016/s0079-6123(08)62237-2
- [19] Henry, M. Age-related Changes in Leg Proprioception: Implications for Postural Control / M. Henry, S. Baudry // *Journal of Neurophysiology*. – 2019. – Vol. 122, No 2. – P. 525–538. – DOI: 10.1152/jn.00067.2019

REFERENCES

- [1] Recovery of Postural Equilibrium Control Following Spaceflight / W.H. Paloski, M.F. Reschke, F.O. Black, D.D. Doxey [et al.] // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 1992. – Vol. 656. – P. 747–754. – DOI: 10.1111/j.1749-6632.1992.tb25253.x
- [2] Vestibular Plasticity Following Orbital Spaceflight: Recovery from Postflight Postural Instability / F.O. Black, W.H. Paloski, D.D. Doxey-Gasway, M.F. Reschke // *Acta Oto-Laryngologica. Supplementum*. – 1995. – Vol. 520. – P. 450–454. – DOI: 10.3109/00016489509125296
- [3] Posture, Locomotion, Spatial Orientation, and Motion Sickness as a Function of Space Flight / M.F. Reschke, J.J. Bloomberg, D.L. Harm, W.H. Paloski [et al.] // *Brain Research. Brain Research Reviews*. – 1998. – Vol. 28, No 1, 2. – P. 102–117. – DOI: 10.1016/s0165-0173(98)00031-9
- [4] Clément, G. Neurovestibular and Sensorimotor Studies in Space and Earth Benefits / G. Clément, M. Reschke, S. Wood // *Current Pharmaceutical Biotechnology*. – 2005. – Vol. 6, No 4. – P. 267–283. – DOI: 10.2174/1389201054553716
- [5] Sensory Organization of Postural Control after Long Term Space Flight / N. Shishkin, V. Kitov, D. Sayenko, E. Tomilovskaya // *Frontiers in Neural Circuits*. – 2023. – Vol. 17. – DOI: 10.3389/fncir.2023.1135434
- [6] Wood, S.J. Assessing Sensorimotor Function Following ISS with Computerized Dynamic Posturography / S.J. Wood, W.H. Paloski, J.B. Clark // *Aerospace Medicine and Human Performance*. – 2015. – Vol. 86, No 12. – P. 45–53. – DOI: 10.3357/AMHP.EC07.2015
- [7] Vestibular Function and Space Motion Sickness / L.N. Kornilova, I.A. Naumov, D.O. Glukhikh, G.A. Ekimovsky [et al.] // *Human Physiology*. – 2017. – Vol. 5. – P. 80–93. – DOI: 10.7868/S0131164617050083

- [8] Kornilova, L.N. The Influence of Real and Simulated Weightlessness on the Characteristics of Static Otolith Reactions / L.N. Kornilova, I.A. Naumov, S.M. Makarova // *Human Physiology*. – 2011. – Vol. 37, No 1. – P. 97–104.
- [9] Kornilova, L.N. Neurosensory Mechanisms of Space Adaptation Syndrome / L.N. Kornilova, I.B. Kozlovskaya // *Human Physiology*. – 2003. – Vol. 29, No 5. – P. 527–538.
- [10] The Influence of Afference of Various Sensory Inputs on the Otolith-Ocular Reflex Under Conditions of Real and Simulated Weightlessness / I.A. Naumov, L.N. Kornilova, D.O. Glukhikh, G.A. Ekimovsky [et al.] // *Human Physiology*. – 2020. – Vol. 47, No 1. – P. 84–93. – DOI: 10.31857/S0131164620060089
- [11] Diagnostic Accuracy of Dynamic Posturography Testing after Short-Duration Spaceflight / V. Jain, S.J. Wood, A.H. Feiveson, F.O. Black [et al.] // *Aviation, Space, and Environmental Medicine*. – 2010. – Vol. 81, No 7. – P. 625–631. – DOI: 10.3357/ase.2710.2010
- [12] Nashner, L.M. The Organization of Human Postural Movements: A Formal Basis and Experimental Synthesis / L.M. Nashner, G. McCollum // *Behav Brain Sci*. – 1985. – Vol. 8, No 1. – P. 135–150. – DOI: 10.1017/S0140525X00020008
- [13] Ocular Counter-Roll is Less Affected in Experienced Versus Novice Space Crew after Long-Duration Spaceflight / C. Schoenmaekers, C. de Laet, L. Kornilova, D. Glukhikh [et al.] // *NPJ Microgravity*. – 2022. – Vol. 8, No 1. – P. 27. – DOI: 10.1038/s41526-022-00208-5
- [14] The State of Vestibular Function after Repeated Space Flights / I.A. Naumov, L.N. Kornilova, D.O. Glukhikh, A.S. Pavlova [et al.] // *Aerospace and Environmental Medicine*. – 2015. – Vol. 49, No 6. – P. 33–40.
- [15] The Role of Different Afferent Systems in the Modulation of the Otolith-Ocular Reflex after Long-Term Space Flights / D.O. Glukhikh, I.A. Naumov, C. Schoenmaekers, L.N. Kornilova [et al.] // *Frontiers in Physiology*. – 2022. – Vol. 13. – DOI: 10.3389/fphys.2022.743855
- [16] Vestibular Perceptual Thresholds Increase Above the Age of 40 / M.C. Bermúdez Rey, T.K. Clark, W. Wang, T. Leeder [et al.] // *Frontiers in Neurology*. – 2016. – Vol. 7. – P. 162. – DOI: 10.3389/fneur.2016.00162
- [17] Gurfinkel, V.S. Regulation of Human Posture / V.S. Gurfinkel, Ya.M. Kots, M.L. Shik; Academy of Sciences of the USSR. Institute of Biological Physics. – Moscow: Nauka, 1965. – 256 p.
- [18] Organization of Posture Controls: an Analysis of Sensory and Mechanical Constraints / L.M. Nashner, C.L. Shupert, F.B. Horak, F.O. Black // *Progress in Brain Research*. – 1989. – Vol. 80. – P. 411–418. – DOI: 10.1016/s0079-6123(08)62237-2
- [19] Henry, M. Age-related Changes in Leg Proprioception: Implications for Postural Control / M. Henry, S. Baudry // *Journal of Neurophysiology*. – 2019. – Vol. 122, No 2. – P. 525–538. – DOI: 10.1152/jn.00067.2019