

УДК 596:591.17

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ УЧЕНИЯ ОБ УРОВНЯХ ПОСТРОЕНИЯ ДВИЖЕНИЙ ПОЗВОНОЧНЫХ

С. Ф. Манзий, М. Ф. Ковтун
(Институт зоологии АН УССР)

Общеизвестна исключительно большая роль органов локомоции в жизни животных. На работу этих органов (поиск пищи и воды, убежание от врагов и погоня за добычей, забота о потомстве, миграция и т. д.) многие позвоночные расходуют до 90% потребляемой ими энергии. Каждый двигательный акт всего тела или его частей отработывался в фило- и онтогенезе и имеет сложную структуру: в нем участвуют несколько суставов, десятки мышц, управляемых несколькими нервными центрами. Особенно сложны локомоторные движения. Строгий естественный отбор по локомоторным способностям обусловил высокое совершенство конечностей современных позвоночных соответственно условиям их существования. Выход из строя даже на непродолжительное время хотя бы одной конечности, как правило, ведет к гибели дикого животного. Вот почему недооценка роли органов локомоции в эволюции животных нередко приводит к ошибочным заключениям. Примеров этому немало. Так, принято считать, что решающую роль в появлении наземных позвоночных сыграла замена жаберного дыхания на легочное. Однако почему же из всех многочисленных рыб, обладавших ориентами легких, лишь группа девонских кистеперых дала начало наземным позвоночным? Ответ на этот вопрос получен при исследовании строения парных плавников этих рыб. Оказывается, только у них плавники обладали потенциальными возможностями превращения в наземные конечности — нарастающим к дистальному концу разветвлением скелета на лучи и расчленением каждого луча на несколько звеньев, — реализация которых позволила потомкам этих рыб выйти на сушу (Манзий, 1962, 1972).

Можно привести и другой пример. Анализ строения конечностей ископаемых четвероногих показывает, что в далеком прошлом также существовали формы с узко специализированными конечностями и что узкая специализация, несомненно, явилась причиной вымирания некоторых из них.

В зоологической литературе немало места отводится рассуждениям о причинах изменений структуры биоценозов, однако и здесь почти никогда не учитывается роль локомоторных способностей отдельных видов животных. Только этим можно объяснить то, что конечности современных и вымерших животных, да и сама локомоция как средство борьбы за существование изучены крайне недостаточно.

Коллектив отдела эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР, которым много лет руководил В. Г. Касьяненко, уже более 20 лет ведет сравнительно анатомические изучения конечностей четвероногих. Сначала оно велось только морфологическими методами, затем стали применяться эксперименты на животных, а теперь — электрофизиологические исследования, физико-механические испытания тканей с учетом законов механики. Задачей этих исследований является, с одной стороны, изучение средств и способов локомоции различных позвоночных

как условия их существования и эволюции, а с другой — выяснение «секретов» высокого совершенства конечностей: вездеходности, легкости и прочности, износоустойчивости, надежности в работе, большого КПД и т. д. — «секретов», представляющих интерес для бионики.

Работы нашего отдела и других исследователей показали, что совершенство локомоторного аппарата определяется совершенством его биомеханической части (суставы, кости, мышцы, хрящи, связки, кровеносные сосуды) и совершенством системы управления им. И хотя исторически та и другая развивались в тесной взаимосвязи и взаимообусловленности, изучали каждую из них обособленно.

В изучении биомеханической части конечностей четвероногих наш коллектив добился значительных успехов (работы В. Г. Касьяненко, С. Ф. Манзия, Г. С. Абельянца, Р. Г. Радиловской, В. И. Табина, К. П. Мельника, А. Г. Березкина, А. Н. Щеголькова и др.). Что же касается системы управления конечностями, то ее исследования начались сравнительно недавно и результаты их значительно скромнее (Ковтун, 1969, 1972; Ильенко, 1968). В настоящем сообщении мы коснемся постоянной изученности системы управления движениями у позвоночных и попытаемся показать значение ее анализа для решения некоторых принципиальных вопросов современной зоологии.

Прежде всего отметим, что в последние годы в литературе ставится знак равенства между системой управления движениями и уровнями построения движений и что наибольшей стройности учение об этой системе достигло в работах Н. А. Бернштейна (1947, 1961). Под уровнями построения движений понимаются центрально-мозговые механизмы программирования и реализации двигательных актов конечностей в процессе жизнедеятельности организма. Так как программирование осуществляется в определенных центрах головного и спинного мозга, то диапазон такого программирования зависит от уровня развития центральной нервной системы (ЦНС). Программы же реализуются всегда посредством различной продолжительности, частоты и силы нервных импульсов, направляемых в определенной последовательности по эфферентным нервам к мышцам. Важнейшей и универсальной для всех четвероногих задач системы построения движений является обеспечение слаженного (сфазированного) действия всех конечностей, а в каждой из них — шести суставов и до 40 мускулов. Сфазированность действия ног и их звеньев при локомоции четвероногих является врожденной и носит симметричный характер. Это — та база, на которой в процессе филогенеза и онтогенеза формируются другие программы локомоторных и нелокомоторных движений конечностей по мере усложнения системы управления этими движениями.

К сожалению, литературные сведения об этапах эволюции системы управления у четвероногих весьма скудны. Так, Н. А. Бернштейн, пытаясь придать исторический характер анализу уровней построения движений человека, указывает, что в процессе эволюции происходит увеличение числа этих уровней от одного (спинального) у рыб до пяти у человека (рубро-спинальный, теменно-палидарный, пирамидо-стриальный, теменно-премоторный и корковой). Автор считает, что последний уровень является достоянием только человека и включает в себя несколько групп высших центров символических координаций (письмо, речь). Все же остальные уровни представляют собой эволюционные этапы, каждый из которых в свое время был «высшим», а у некоторых групп позвоночных остался таким и сейчас.

Такое утверждение не бесспорно: среди млекопитающих есть немало форм, конечности которых не просто полифункциональны, а обладают

значительным диапазоном не отработанных заблаговременно, «экстемпорных» движений, являющихся, как и у человека, продуктом кортикального уровня их построения. Об этом красноречиво говорят результаты дрессировки цирковых животных и выездки лошадей, в процессе которых дрессировщики добиваются того, что животные совершают движения и принимают позы не свойственные им и их предкам. Кроме того, способность осваивать новые программы движений в какой-то мере присуща не только млекопитающим, но и позвоночным без кортикального уровня, — без этой способности локомоция у четвероногих вообще не могла бы совершенствоваться. Очевидно, правильнее было бы говорить не об отсутствии этого уровня у животных, а о различных возможностях кортикального уровня у человека и животных.

Однако основная идея историзма уровней построения движений у Н. А. Бернштейна правильная, прогрессивная, и зоологам надлежит уточнить ее на конкретном сравнительно-морфологическом и филогенетическом материале, проверить ее экспериментально. Такие работы уже ведутся. Так, М. Ф. Чепелюгина (1950), признавая, что у амфибии основным уровнем построения движений является спинальный, решила выяснить роль каждого отдела спинного мозга в этом процессе. Она последовательно, спереди назад, перерезала дорсальные корешки спинного мозга и регистрировала наступающие при этом изменения локомоции. Оказалось, что первой исчезает способность прыгать, далее — способность ходить и последней — способность плавать. Эти опыты убедительно показывают, что спинальный уровень построения движений у амфибий совершенствовался от плавания к прыжкам, и А. А. Кукуев (1968) не без основания возражает против резкого разграничения уровней, считая, что ни одно движение не управляется лишь одним каким-либо уровнем и что система управления совершенствуется за счет развития всех уровней ее, а также за счет изменений их взаимодействия.

Попытку проникнуть в сущность характера взаимоотношений различных уровней построения движений сделал М. Д. Цетлин (1969), используя метод математического моделирования. Автор пришел к убеждению, что высокая надежность системы управления движениями заключается в том, что она состоит из подсистем, каждая из которых наделена определенной автономностью задач, а основным принципом взаимодействия этих подсистем и взаимодействия организма со средой является принцип «наименьшего взаимодействия», т. е. способность системы и ее подсистем минимально реагировать на возмущения, создаваемые средой и другими подсистемами, и вопреки возмущениям работать устойчиво и надежно. Одним из проявлений этого принципа является формирование мышечных синергий (функциональных групп) флексоров, экстенсоров, абдукторов, аддукторов и др., позволяющее заменить управление многими отдельными мышцами управлением всей мышечной группой. Высшей формой проявления принципа минимального взаимодействия может служить слияние у копытных нескольких мышц в единый пласт, исчезновение ряда мышц и превращение каждой конечности в легко и просто управляемую кинематическую цепь с одновременным движением всех ее суставов.

Нам думается, что установленный М. Д. Цетлиным принцип не является универсальным. Он применим в полной мере только к случаям узкой специализации конечностей, которая, как известно, является лишь одним из направлений эволюции локомоторного аппарата.

Хотя наличие нескольких уровней построения движений уже не оспаривается, тем не менее вопрос о принципах сочетанного действия этих уровней далеко не решен. Многие ученые (В. С. Гурфинкель,

Е. Е. Беленький, Е. И. Пальцев, Ф. В. Северин, Г. Н. Орловский, Л. М. Шик, Я. М. Коц и др.) считают, что произвольной активности той или иной мышцы или мышечной группы предшествует тормозящее действие сегментального аппарата спинного мозга на мотонейроны мускулов-антагонистов, т. е. имеет место реципрокность в работе этих мышц. Разделяя все уровни построения движений на две функциональные группы: спинальную и супраспинальную, одни авторы приписывают ответственность за реципрокность первой, другие — второй группе уровней. Сторонники спинальной гипотезы считают, что супраспинальные уровни посылают свои команды не непосредственно к мышцам, а только к спинному мозгу, а уже он непосредственно руководит функцией мышц (тормозит агонистов и возбуждает антагонистов и наоборот). Сторонники супраспинальной гипотезы реципрокности полагают, что спинальная гипотеза не может объяснить, почему нервные импульсы носят характер залпов и почему интервалы между этими залпами меняются так, чтобы обеспечить наилучшее выполнение двигательного акта. Они считают, что для выяснения этих вопросов необходимо больше внимания уделять изучению афферентации, включая в это понятие не только рецепцию, но и зрительной, слуховой и другие анализаторы (Антипов, 1961; Шапков, 1970; Бережная, 1970 и др.).

Результаты многолетнего изучения в нашей лаборатории строения, биомеханики и иннервации конечностей четвероногих имеют непосредственное отношение к обсуждаемым вопросам, и мы хотим остановиться на некоторых из них.

Прежде всего нам хочется подчеркнуть, что комплексные исследования биомеханической части локомоторного аппарата и системы управления им, несомненно, дают большой результат, и наши работы можно рассматривать как попытку организации таких исследований. Мы исходим из того, что первичной формой наземной локомоции было ползание с симметричным чередованием ног и что на основании такой локомоции стегаефалов возникли все последующие формы и аллюрии бега, а также лазанье, рытье, плавание, полет и манипуляторные движения конечностей. Те формы, которые принципиально не изменяли функции конечностей, а только совершенствовали ее, превращая ползание в хождение и бег, использовали для этого первичную систему управления локомоцией — спинальный ее уровень, что вело к усиленному развитию спинного мозга. Таковы сейчас конечности и система управления локомоцией у амфибий и рептилий. У млекопитающих совершенствование локомоции пошло значительно дальше, — появились различные способы, скорости и аллюрии движений — движения стали многопрограммными, кроме стопоходящих появились пальце- и фалангоходящие, а также летающие, роющие и плавающие формы. Здесь выбор программы локомоторных движений и ее реализация осуществляются только супраспинальными уровнями. К тому же у многих млекопитающих, у которых сохранились многопалые стопоходящие конечности, значительно расширился круг нелокомоторных движений, нередко обретающих первостепенное значение. При строгом анализе таких движений мы убеждаемся, что у большинства стопоходящих каждое из них предварительно отработано и осуществляется по программе, не менее жесткой, чем программы локомоторных движений. Таким образом, число программ у этих групп млекопитающих в процессе эволюции непрерывно возрастает, совершенствуются механизмы их построения в ЦНС. Несомненно, самая сложная система управления движениями конечностей, особенно рук, у человека. Если у обезьян, в частности человекообразных, уже отчетливо вырисовываются движения, которые можно считать не отработанными и не

запрограммированными, то у человека все движения руки строятся творчески, каждый раз сообразно условиям и потребностям, и возможности руки в этом отношении неограниченны. Жестких программ здесь нет вовсе, и поэтому все суставы и все мускулы руки в своей подвижности независимо от других суставов и мускулов, они могут функционировать в самом различном сочетании, обеспечивая, казалось бы, самые невероятные движения. Такие движения могут создаваться только творческим уровнем их построения — кортикальным.

Однако наличие развитых кортикальных центров не упразднило у человека более низких уровней, о чем свидетельствует четвероногая локомоция ребенка по симметричной программе, типичной для далеких предков человека. Теоретически человек имеет все возможности восстановить любой эволюционный этап своих конечностей, однако он не может восстановить пальце- и тем более фалангохождение, т. к. его предки в процессе эволюции не проходили этих стадий локомоции и ни биомеханическая часть, ни система управления движениями не имеют для этого возможностей. Такие движения человек должен был бы создавать заново, как это делают балерины.

Как бы на противоположном от человека плесе находится лошадь с ее узкоспециализированными конечностями. За свои способности к бегу это животное заплатило четырьмя пальцами на каждой конечности, десятками костей и мускулов, которые редуцировались или слились с другими, многими степенями свободы движений, потерей независимых движений суставов конечностей и т. д. И хотя лошадь в процессе эволюции прошла стадии стопо- и пальцехождения, восстановить какую-либо из этих эволюционных стадий, подобно человеку, она не смогла бы, т. к. ее фалангохождение не дополнило стопо- и пальцехождение, а вытеснило их, используя для этого тот же механизм построения движений, каким пользовались стопоходящие предки лошади.

Хотя все локомоторные движения лошади твердо запрограммированы, она обладает и хорошо развитым уровнем творческого построения, а также перестройки этих движений, о чем свидетельствуют результаты спортивной выездки и дрессировки — появление совершенно не типичных для лошади и ее предков походки и поз.

Таким образом, все морфо-функциональные типы конечностей современных и вымерших четвероногих отличаются друг от друга не только своей биомеханической основой, но и системой управления или построения этих движений. Очевидно, крокодил не передвигается галопом не только потому, что у него конечности не приспособлены к этому, но главным образом потому, что у него нет такого уровня построения движений, в котором бы сформировалась программа асимметричных движений.

С известной долей гипотетичности мы можем дать следующую самую общую сравнительно-функциональную характеристику конечностей позвоночных и систем управления ими.

В парных плавниках рыб еще нет множества суставов и мышц, требующих слаженности функций, они просты по устройству и в управлении, функции их однообразны и однотипны, каждый плавник функционирует самостоятельно по простому рефлекторному принципу. Для управления такими движениями достаточно одного спинального уровня.

У амфибий движения конечностей координированы, суставы их сфазированы, мышцы сгруппированы в синергии, симметричные локомоторные движения однопрограммные. Все это свидетельствует, что и у них главное значение имеет спинальный уровень, но он качественно иной, чем у рыб.

У рептилий движения симметричные, однопрограммные, но они способны совершать и нелокомоторные движения, требующие более сложной системы управления со стороны супраспинального уровня.

У млекопитающих диапазон движений конечностей весьма велик, локомоторные движения осуществляются не только по жестким программам, но и с большими изменениями последовательности движения ног и частоты их циклов. Животные способны осваивать новые движения. Все эти качества конечностей проявляются по-разному в зависимости от основных их функций, но все они — результат либо расширения функций, либо специализации конечностей и сужения круга их функциональных возможностей. Между биомеханическими характеристиками конечностей и состоянием системы управления имеется тесная связь и зависимость: узкая специализация конечностей, упрощение их строения и функции влечет за собой упрощение системы управления и наоборот. Однако у каждой конечности есть определенный резерв возможностей расширения функций. Грудная конечность шимпанзе, и даже медведя так устроена, что если представить ее соединенной с уровнем построения движений, характерным для человека, то она не намного уступала бы руке. О ведущем значении системы управления говорит и то, что человек с изуродованной рукой нередко творит ею чудеса.

Наблюдение над совершенствованием движений рук и ног у детей и конечностей у животных позволяет понять процесс освоения организмом новых, необычных для него движений. Сначала такие движения осуществляются медленно, трудно, весьма неточны и неодинаковы при повторениях, выполняются при максимальной внимательности, под контролем всех анализаторов. В коре головного мозга происходит формирование программы такого движения, устанавливаются новые синергии мышц, отрабатываются угловые смещения в суставах, оптимизируются силовые характеристики такого акта, и лишь после этого она как бы некий стереотип передается кортикальным уровнем построения нижележащему уровню, и тот осуществляет эту сформированную высшим уровнем программу. Наконец, наступает момент, когда организм производит такое движение как бы автоматически. Человек в это время может думать о чем-то другом. Это значит, что программа нового движения сформировалась, стала жесткой и осуществимой только подкорковыми уровнями системы управления движений.

Такой же принцип освоения новых движений, аллюров и типов локомоции, растянутый во времени до незаметности в течение периода онтогенеза, имел место и в процессе эволюции четвероногих: все новое зарождается на высшем уровне построения движений и постепенно передается низшим, исполнительным уровням. Наиболее древние и жизненно важные программы движений становятся врожденными, закрепленными в генетическом коде. Факты свидетельствуют о том, что сколько бы ни было уровней построения движений, все они могут управлять мышечной деятельностью и конечностями только посредством спинального уровня. При нарушении функции спинного мозга конечности не действуют, хотя головной мозг дает обычные указания осуществить отработанные движения. Очевидно, каждый расположенный выше уровень может воздействовать только на уровни, расположенные ниже.

Такой принцип иерархического строения системы управления движениями является подтверждением другого принципа, разработанного кибернетикой, — принципа избыточности, лежащего в основе высокой надежности биологических систем. Выход из строя какого-либо компонента не представляет угрозы для функционирования системы в целом, т. к. его немедленно заменяет дубль.

Все изложенное позволяет заключить, что передвижения животных в целом и смещаемость их органов является неперенным условием жизни особи и существования биологического вида позвоночных. Исходной формой наземной локомоции позвоночных (стегоцефалов) было четвероногое ползание с симметричным чередованием ног. На базе этого движения в процессе эволюции возникли все другие формы локомоторных и нелокомоторных движений. Было два генеральных направления эволюции локомоции: специализация с уменьшением количества локомоторных программ и повышением их качества и расширение числа функций конечностей. Высшим проявлением специализации являются конечности копытных, плавники китообразных, крылья рукокрылых и птиц, роющая конечность кротовых и др., а полифункциональность достигла своего максимума в руке человека. Совершенство любой конечности складывается из достоинств биомеханической ее части и уровня развития системы управления движениями. Система управления движениями у различных позвоночных имеет различное число уровней. Низшим и исходным является спинальный уровень, а высшим — кортикальные двигательные центры, свойственные человеку и большинству млекопитающих. Программы движения конечностей формируются в высшем уровне, а их исполнение передается низшим уровням построения движений. Органы движения, состоящие из системы программирования движений и системы исполнения программ, в процессе эволюции позвоночных и в их онтогенезе изменяются, обеспечивая выживаемость вида в данных условиях.

Изучение органов локомоции и самой локомоции, особенно изучение принципов ее программирования в ЦНС, может и должно играть важную роль при решении многих принципиальных вопросов современной зоологии, в частности вопросов эволюции позвоночных, их распространения, причин вымирания отдельных видов, причин изменений состава популяций и биоценозов и других вопросов.

Мы понимаем, что в нашей статье есть немало дискуссионного, спорного, гипотетичного. Но основная идея ее — роль локомоции в процессах эволюции и жизни популяций — неоспорима, и эта роль должна учитываться зоологами в их теоретических построениях и практических выводах.

ЛИТЕРАТУРА

- Абельянц Г. С. 1949. Коленный сустав некоторых домашних копытных (функциональный анализ). Автореф. канд. дисс. К.
- Антипов Б. И. 1961. Периферическое, центральное зрение и частота сердечных сокращений при прыжках с шестом. Тез. 8-й науч. конф. студентов институтов физич. культуры. М.
- Беленький В. Е., Гурфинкель В. С., Пальцев В. И. 1967. Об элементах управления произвольными движениями. Биофизика, т. XII, в. № 1.
- Бережная Е. К. 1970. О роли зрительной обратной связи в точностных движениях. В сб.: «Управление движениями». Л.
- Брезкин А. Г. 1967. Некоторые физико-химические свойства и роль синовиальной жидкости в механизме суставов конечностей млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.
- Бернштейн Н. А. 1947. О построении движений. М.
- Его же. 1961. Очередные проблемы физиологии активности. Проблемы кибернетики, № 6.
- Гурфинкель В. С., Коц Я. М., Шик М. Л. 1965. Регуляция позы человека. М.
- Гурфинкель В. С., Пальцев В. И. 1965. Влияние состояния сегментарного аппарата спинного мозга на осуществление простой двигательной реакции. Биофизика, т. X, № 5.
- Ильенко Н. Н. 1968. Сравнительно-анатомический и функциональный анализ иннервации капсулы запястного сустава некоторых млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.

- Коц Я. М. 1969. О супраспинальном управлении сегментарными центрами мышц-антагонистов у человека. Биофизика, т. XIV, № 1.
- Ковтун М. Ф. 1969. Особенности иннервации и морфо-функциональный анализ мышц плеча, действующих на локтевой сустав некоторых млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.
- Его же. 1972. Сравнительно-морфологический анализ нервно-мышечных веретен в мышцах плеча млекопитающих. В сб.: «Морфогенез и регенерация», в. 4, К.
- Кукуев А. А. 1968. Структура двигательного анализатора. Л.
- Манзий С. Ф. 1962. Адаптация хребетных до наземного пересування. Тр. Ін-ту зоології АН УРСР, т. VIII. К.
- Его же. 1971. Эволюционные преобразования конечностей четвероногих в свете их биомеханики. Мат-лы конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. В. Н. Тонкова.
- Мельник К. П. 1973. Прочность скелета у животных с измененным характером опоры. В сб.: «Проблемы бионики». М.
- Пальцев Е. И. 1967. О функциональной перестройке взаимодействия спинальных структур в связи с выполнением произвольных движений. Биофизика, т. VII, № 2.
- Радиловская Р. Г. 1952. Об особенностях суставного рельефа кисти и стопы некоторых стопо- и пальцеходящих млекопитающих. Тр. Ин-та зоологии АН УССР, т. IX.
- Суханов В. Б. 1968. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. Л.
- Северин Ф. В., Орловский Г. Н., Шик М. Л. 1967. Работа мышечных рецепторов при управляемой локомоции. Биофизика, т. XII.
- Табин В. И. 1964. Локтевой сустав некоторых млекопитающих в сравнительно-анатомическом и функциональном освещении. Автореф. канд. дисс. М.
- Цетлин М. Л. 1969. Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М.
- Шапков Ю. Т. 1970. Временная структура ритмических движений в условиях сенсорных ограничений (К вопросу о роли взаимодействия афферентных систем в регуляции динамической работы). В сб.: «Управление движениями». Л.
- Чепелягина М. Ф. 1950. О роли афферентации в построении двигательных актов. Автореф. канд. дисс. М.
- Щегольков А. Г. 1962. Влияние функции на состояние кровеносного русла синовиальной оболочки и ее производных. Автореф. канд. дисс. К.