**Основные закономерности управления движениями.**

**Оглавление**

* [1. Введение](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1973)
* [2. Нервно-мышечная система](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1974)
* [3. Проприорецепторные механизмы](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1975)
* [4. Центральные аппараты управления двигательной активностью](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1976)
* [5. Программы движений](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1977)
* [6. Координация движений](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1978)
* [7. Типы движений](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1979)
* [8. Двигательный навык. Формирование](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1980)
* [9. Схема тела в ЦНС](https://moodle.yspu.org/mod/book/tool/print/index.php?id=16206#ch1981)

**1. Введение**

Движения (включая речь и письмо) – главное средство взаимодействия организма человека с окружением. В этом взаимодействии рефлекторные ответы, побуждаемые стимулами внешней среды, составляют лишь часть двигательной активности; другая её часть – это активность, инициируемая «изнутри». Мозг не просто отвечает на стимулы, поступающие извне, он находится в постоянном диалоге со средой, причём инициатива в нём принадлежит именно мозгу. Вопрос о том, как организован диалог между центральной нервной системой (ЦНС) и внешним миром, занимал и продолжает занимать представителей разных наук. Можно с уверенностью сказать, что этот вопрос является одним из главных и для психологии.

**2. Нервно-мышечная система**

Понять принципы работы системы управления невозможно, не зная особенностей строения объекта управления. Применительно к движениям животных и человека объектом управления является опорно-двигательный аппарат. Своеобразие скелетно-мышечной системы заключается в том, что она состоит из большого количества звеньев, подвижно соединённых в суставах, которые допускают поворот одного звена относительно другого. Суставы могут позволять звеньям поворачиваться относительно одной, двух или трёх осей, т.е. обладать одной, двумя или тремя степенями свободы. Общее число степеней свободы скелета человека превышает 200.

**Скелетные мышцы**представляют собой очень своеобразные двигатели, которые преобразуют химическую энергию непосредственно в механическую работу и теплоту. В связи с особенностями молекулярных механизмов сокращения, которые сейчас довольно хорошо известны, развитие силы автоматически сопровождается изменениями упругости и вязкости мышечного волокна. Кроме того, напряжение волокна зависит от его длины (угла в суставе) и от скорости его удлинения или укорочения. Как же нервная система управляет мышцей? Один двигательный нейрон (мотонейрон) иннервирует не всю мышцу, а лишь небольшую часть составляющих её волокон. Эти волокна не обязательно соседствуют друг с другом, они рассредоточены по мышце и между ними, как правило, расположены волокна, управляемые другими мотонейронами. Мотонейрон и группа иннервируемых им мышечных волокон образуют двигательную единицу (ДЕ).

В ДЕ может входить от 10–15 (в наружных глазных мышцах) до многих сот мышечных волокон в крупных мышцах конечностей. Мелкие мышцы кисти могут насчитывать всего 30–40 ДЕ, а в двуглавой мышце плеча более 700 ДЕ. Силу мышцы можно увеличивать двумя способами: повышением частоты нервных импульсов, поступающих к каждой из ДЕ, и вовлечением новых двигательных единиц (рекрутированием). Двигательные единицы одной мышцы неодинаковы. В зависимости от скорости сокращения и устойчивости к утомлению различают медленные *( S)* и быстрые *( F)* двигательные единицы, которые, в свою очередь, подразделяются на устойчивые к утомлению *( FR)* и быстроутомляемые *( FF).* Порядок рекрутирования ДЕ в обычных условиях определяется размерами их мотонейронов. Первыми вовлекаются мотонейроны меньших размеров, т.е. активируются медленные ДЕ, развивающие небольшую силу. При увеличении уровня возбуждения рекрутируются быстрые ДЕ, развивающие большую силу. Всё это даёт возможность очень точной градации двигательного ответа, но одновременно усложняет управление.

**3. Проприорецепторные механизмы**

Для успешной реализации движений необходимо, чтобы управляющие этими движениями центры в любой момент времени располагали информацией о положении звеньев тела в пространстве и о том, как протекает движение. В то же время движения являются мощным средством получения информации об окружающем мире. Некоторые виды сенсорной информации, например осязательная (гаптическое чувство) и зрительная, вообще могут быть получены только посредством определённых движений (соответственно, кисти и пальцев или глаз). Таким образом, связь между сенсорикой и моторикой очень тесна. По образному выражению Н.А. Бернштейна, «в организме все моторы осенсорены, а сенсоры омоторены».

Особое значение для управления движениями имеют сигналы двух типов мышечных рецепторов – мышечных веретён и сухожильных органов Гольджи. В каждой мышце человека можно встретить группы более тонких и коротких, чем остальные, мышечных волокон, заключённых в соединительнотканную капсулу длиной в несколько миллиметров и толщиной в несколько десятков микрон. Из-за своей формы эти образования получили название «мышечные веретена», а заключённые в капсулу мышечные волокна называются «интрафузальными» (внутриверетенными).

Мышечные веретена – это сложные образования, имеющие как афферентную, так и эфферентную иннервацию. Толстое афферентное волокно группы Iа, проникая внутрь капсулы веретена, ветвится, и его окончания обвивают в виде спиралей центральную часть интрафузальных волокон. Эти окончания называют первичными. Многие веретена иннервируются также одним или несколькими волокнами группы II, а их окончания располагаются к периферии от первичных окончаний и называются вторичными окончаниями.

Оба типа окончаний механочувствительны и активируются при растяжении мышцы. При этом частота импульсов, поступающих в мозг от первичных окончаний, зависит от амплитуды и скорости растяжения, а вторичные окончания чувстительны лишь к величине растяжения. Чувствительность афферентов Iа и II может регулироваться путём изменения жёсткости интрафузальных мышечных волокон. Такие изменения происходят под влиянием тонких (группа g) эфферентных двигательных волокон, идущих к веретену и являющихся аксонами g-мотонейронов. Различают два вида g- волокон, которые могут изменять чувствительность афферентов к величине растяжения и к скорости независимо (соответственно g-статические и g-динамические волокна).

В отличие от веретён, расположенных параллельно мышечным волокнам, сухожильные органы Гольджи располагаются последовательно в месте перехода мышечных волокон в сухожилие. Эти рецепторы являются специализированными окончаниями толстых афферентных волокон первой группы (Ib), и частота их разрядов пропорциональна развиваемой мышцей силе.

В суставных капсулах, внутрисуставных и внесуставных связках имеются механорецепторы типа Руффини, активирующиеся при движениях в суставе, главным образом вблизи его крайних положений. В мышце также очень много свободных нервных окончаний (группы III и IV). Все перечисленные ранее типы рецепторов обеспечивают так называемую «проприоцептивную чувствительность», снабжая ЦНС информацией о состоянии опорно-двигательного аппарата. Информацию о состоянии собственного тела могут давать также и другие виды рецепторов, формально не относящихся к проприоцептивным (рецепторы глубокой чувствительности, кожные рецепторы в области суставов и т.д.).

**4. Центральные аппараты управления двигательной активностью**

В управлении движениями участвуют практически все отделы ЦНС – от спинного мозга до коры больших полушарий.

У животных спинной мозг может осуществлять довольно обширный класс функций, вплоть до спинального шагания (Ч. Шеррингтон), однако у человека на спинальном уровне протекают лишь простейшие координации (реципрокное торможение мышц-антагонистов, флексорный рефлекс и др.). Нервные механизмы ствола мозга существенно обогащают двигательный репертуар, обеспечивая правильную установку тела в пространстве за счёт шейных и лабиринтных рефлексов (Р. Магнус) и нормального распределения мышечного тонуса. Важная роль в координации движений принадлежит мозжечку. Такие качества движения, как плавность, точность и необходимая сила реализуются с участием мозжечка путём регуляции временных, скоростных и пространственных характеристик движения.

Животные с удалёнными полушариями, но с сохранённым стволом мозга по координации движений почти неотличимы от интактных. Полушария мозга (кора и базальные ганглии) обеспечивают наиболее тонкие координации движений – двигательные реакции, приобретённые в ходе индивидуальной жизни. Осуществление этих реакций базируется на рефлекторном аппарате мозгового ствола и спинного мозга, функционирование которого многократно обогащается деятельностью высших отделов ЦНС.

По мере филогенетического развития степень и форма участия разных отделов мозга в управлении двигательными функциями существенно менялись. У человека двигательные функции достигли наивысшей сложности в связи с переходом к прямостоянию и прямохождению (что осложнило задачу поддержания равновесия), специализацией передних конечностей для совершения трудовых и других особо тонких движений, использованием двигательного аппарата для коммуникации (речь, письмо). В управление движениями человека включены высшие формы деятельности мозга, связанные с сознанием, что дало основание называть соответствующие движения «произвольными».

Результаты исследований разных классов движений позволили Н.А. Бернштейну [Бернштейн, 1947] сформулировать общие представления о многоуровневой иерархической системе координации движений. В соответствии с ними система управления движениями состоит из следующих уровней: А – уровень палеокинетических регуляций, он же руброспинальный уровень центральной нервной системы; В – уровень синергий, он же таламо-паллидарный уровень; С – уровень пространственного поля, он же пирамидно-стриарный уровень; D – уровень действий (предметных действий, смысловых цепей и т.п.), он же теменно-премоторный уровень. Остановимся кратко на характеристике первых трёх уровней.

**Уровень *А.***Это довольно древний уровень, который управляет, главным образом, мускулатурой туловища и шеи. Управляемые им движения – плавные, выносливые, как бы смесь равновесия и движения. Уровень *А* обеспечивает тонус всей мускулатуры. Он может довольно тонко управлять возбудимостью спинальных структур, обеспечивая, в частности, реципрокную иннервацию мышц-антагонистов. Действия этого уровня полностью непроизвольны.

**Уровень *В.***Уровень синергий и штампов, или таламо-паллидарный уровень. Движения этого уровня отличаются обширностью вовлекаемых в синергию мышц и характеризуются наклонностью к стереотипам, периодичности. Ведущая афферентация – проприоцепторика скоростей и положений, к которой присоединяется комплекс экстероцепторики – дифференцированная чувствительность прикосновения, укола, трения (болевая и температурная, с присущими этим рецепциям точными «местными знаками»). В обобщённом виде это афферентация собственного тела.

**Уровень С.** Уровень пространственного поля, пирамидно-стриарный. Ведущая афферентация этого уровня – синтетическое пространственное поле. Пространственное поле – это восприятие и владение внешним окружающим пространством. Это поле обширно, простирается вокруг нас на большие расстояния. Оно однородно (гомогенно) и, что очень существенно, – несмещаемо. Наряду с этими свойствами, Н.А. Бернштейн подчёркивал такое важнейшее свойство пространственного поля, как его метричность и геометричность, проявляющиеся в соблюдении геометрической формы и геометрического подобия. Пространство уровня С заполнено объектами (с их формой, размерами и массой) и силами, исходящими от этих объектов и действующими между ними.

Важнейшим качеством многоуровневой системы управления движениями является не столько соподчинение иерархически устроенных уровней, сколько сложное разделение труда. Такое разделение обусловлено, с одной стороны, анатомическим строением этой системы, состоящей из эволюционно различных структур мозга, которые до определённой степени сохранили специфику своего функционирования, с другой стороны – необычайно сложным устройством исполнительного аппарата, его огромной размерностью. Другая особенность функционирования этой системы состоит в разделении упомянутых уровней на ведущий и фоновые (в зависимости от текущей двигательной задачи и условий её реализации).

**5. Программы движений**

Управление движениями немыслимо без согласования активности большого количества мышц. Характер этого согласования зависит от двигательной задачи. Так, если нужно взять стакан воды, то ЦНС должна располагать информацией о положении стакана относительно тела и об исходном положении руки. Однако чтобы движение было успешным, кисть заранее раскрылась на величину, соответствующую размеру стакана, чтобы сгибатели пальцев сжимали стакан с силой, достаточной для предотвращения проскальзывания, чтобы приложенная сила была достататочной для плавного подъёма, но не вызывала резкого отрыва, чтобы ориентация стакана в кисти после захвата всё время была вертикальной. Таким образом, чтобы реализация движения соответствовала двигательной задаче, необходимы не только данные о пространственных соотношениях, но и сведения о свойствах объекта манипулирования. Многие из этих сведений не могут быть получены в ходе самого движения посредством обратных связей, а должны быть предусмотрены на этапе планирования. Следовательно, для осуществления движения должна быть сформирована двигательная программа. Двигательную или центральную программу рассматривают как заготовленный набор базовых двигательных команд, а также набор готовых корректирующих подпрограмм, обеспечивающих реализацию движения с учётом текущих афферентных сигналов и информации, поступающей от других частей ЦНС.

Зарождение побуждения к движению связано с активностью подкорковых и корковых мотивационных зон. Замысел движения формируется в ассоциативных зонах коры. Далее происходит формирование программы движения с участием базальных ганглиев и мозжечка, действующих на двигательную кору через ядра таламуса. За реализацию программы отвечает двигательная кора и нижележащие стволовые и спинальные двигательные центры.

Предполагается, что двигательная память содержит обобщённые классы двигательных программ, из числа которых в соответствии с двигательной задачей выбирается нужная. Программа модифицируется применительно к ситуации: однотипные движения могут выполняться быстрее или медленнее, с большей или меньшей амплитудой. Интересно, что одна и та же программа может быть реализована разными наборами мышц. Так, почерк человека сохраняет характерные черты при письме правой и левой рукой и даже карандашом, зажатым в зубах или прикреплённым к носку ботинка. Такой межконечностный перенос навыка возможен потому, что система управления движениями является многоуровневой (уровень планирования движения и уровень его исполнения в ней не совпадают). Действительно, произвольное движение планируется в терминах трёхмерного евклидового пространства. Для исполнения этого плана необходимо перевести линейные перемещения в соответствующие угловые переменные (изменения суставных углов), определить, какие мышечные моменты необходимы для этих угловых перемещений и, наконец, сформировать двигательные команды, которые вызовут активацию мышц, дающую необходимые значения моментов.

Двигательная программа может быть реализована различными способами. В простейшем случае ЦНС посылает к мышцам заранее сформированную последовательность команд, не подвергающуюся во время реализации никакой коррекции. В этом случае говорят о разомкнутой системе управления. Подобное управление используется при осуществлении быстрых, так называемых «баллистических» движений. Чаще всего ход осуществления движения сравнивается с его планом на основе сигналов от многочисленных рецепторов, и в реализуемую программу вносятся нужные коррекции. Это замкнутая система управления с обратными связями. Однако и такое управление имеет недостатки. В связи с относительно малыми скоростями проведения сигналов, значительными задержками в центральном звене обратной связи и значительным временем, необходимым для развития усилия мышцей, коррекция движения по сигналу обратной связи может запаздывать. Поэтому во многих случаях целесообразно реагировать не на отклонение от плана движения, а на само внешнее возмущение ещё до того, как оно успело вызвать отклонение. Такое управление называют управлением по возмущению.

Другим способом уменьшения влияния задержек является антиципация. Во многих случаях ЦНС способна предусмотреть в двигательной программе появление возмущений ещё до их возникновения. Примечательно, что эта упреждающая «позная» активность (антиципация) осуществляется автоматически с очень короткими центральными задержками. Роль упреждающей активности в стабилизации положения звеньев тела иллюстрирует простой пример. Если официант удерживает на ладони вытянутой руки поднос с бутылкой шампанского и рюмками, а другой человек внезапно снимет бутылку с подноса, то рука резко подпрыгнет вверх с соответствующими последствиями. Если же он сам снимет бутылку свободной рукой, то рука с подносом останется на прежнем уровне.

**6. Координация движений**

Представление о координации движений возникло на основе наблюдений больных, которые в силу разных причин не в состоянии плавно и точно осуществлять движения, легко доступные здоровым людям. Координацию можно определить как способность реализовать движение в соответствии с его замыслом. Даже для простейшего движения – движения в суставе с одной степенью свободы – необходима согласованная работа как минимум двух мышц агониста и антагониста. В действительности на каждую степень свободы, как правило, приходится больше одной пары мышц. При этом многие мышцы являются двухсуставными, т.е. действуют не на один, а на два сустава. Именно поэтому, например, изолированное сгибание пальцев руки невозможно без одновременной активации разгибателей кисти, препятствующих действию сгибателей пальцев в лучезапястном сочленении.

Формы участия мышц в осуществлении двигательных актов весьма многообразны. Анатомическая классификация мышц (например, сгибатели и разгибатели, синергисты и антагонисты) не всегда соответствует их функциональной роли в движениях. Так, некоторые двухсуставные мышцы в одном суставе осуществляют сгибание, а в другом – разгибание. Антагонист может возбуждаться одновременно с агонистом для обеспечения точности движения, и его участие помогает выполнить двигательную задачу. В связи с этим в каждом конкретном двигательном акте можно выделить основную мышцу (основной двигатель), вспомогательные мышцы (синергисты), антагонисты и стабилизаторы (мышцы, которые фиксируют не участвующие в движении суставы). Мышцы не только сокращаются, приводя в движение соответствующие звенья: антагонисты и стабилизаторы часто функционируют в режиме растяжения под нагрузкой, при этом поглощая и рассеивая энергию. Этот режим используется для плавного торможения движений и амортизации толчков. При поддержании позы многие мышцы работают в режиме, при котором их длина практически не изменяется.

На конечный результат движения влияют не только силы, развиваемые мышцами, но и силы немышечного происхождения. К ним относятся силы инерции, создаваемые массами звеньев тела, которые вовлекаются в движение, а также силы реакции, возникающие в кинематических цепях при смещении любого из звеньев. Движение смещает различные звенья тела друг относительно друга и меняет конфигурацию тела, а следовательно, по ходу движения изменяются моменты упомянутых сил. Вследствие изменения суставных углов меняются и моменты мышечных сил. На ход движения влияет и гравитация: моменты сил веса тоже изменяются в процессе движения из-за изменения ориентации звеньев относительно вектора силы тяжести. В практической деятельности человек вступает во взаимодействие с предметами внешнего мира, различными инструментами, перемещаемыми грузами и т.д.; в процессе этого взаимодействия ему приходится преодолевать силы тяжести, упругости, трения, вязкости и инерции. Силы немышечного происхождения вмешиваются в процесс движения и делают необходимым непрерывное согласование с ними деятельности мышечного аппарата. Кроме того, необходимо нейтрализовывать действие непредвиденных помех, которые могут возникать во внешней среде, и оперативно исправлять допущеные в ходе реализации движения ошибки.

Наряду с этими помехами, возникающими при осуществлении движения, существует ещё одна принципиальная сложность, возникающая ещё на этапе планирования движения. Речь идёт о так называемой проблеме избыточности степеней свободы двигательного аппарата. Для того чтобы в трёхмерном пространстве достичь любой заданной точки (в пределах длины конечности), достаточно иметь двухзвенную конечность с двумя степенями свободы в проксимальном суставе («плече») и одной степенью свободы в дистальном («локтевом»). На самом деле конечности имеют большее количество звеньев и число степеней свободы. Именно поэтому, если бы мы захотели решить геометрическую задачу о том, как должны изменяться углы в суставах, для того чтобы рабочая точка конечности переместилась из одного заданного положения в пространстве в другое, то оказалось бы, что эта задача имеет бесконечное множество решений.

Для того чтобы найти однозначное решение задачи управления для кинематической цепи, необходимо исключить избыточные для данного движения степени свободы. Этого можно достичь двумя способами: а) можно зафиксировать избыточные степени свободы путём одновременной активации антагонистических групп мышц (коактивация) и б) можно связать движения в разных суставах определёнными соотношениями, уменьшив таким образом количество независимых переменных, с которыми должна иметь дело ЦНС. Такие устойчивые сочетания одновременных движений в нескольких суставах, направленных на достижение единой цели, получили название синергий. Синергии чаще всего используются в относительно стереотипных, часто используемых движениях, таких, как локомоция, некоторые трудовые движения и др. Вместе с тем двигательные синергии не являются синонимами двигательных стереотипов – для них характерна определённая степень адаптивности.

**7. Типы движений**

Движения человека очень разнообразны, однако всё это разнообразие можно свести к небольшому количеству основных типов активности: обеспечение позы и равновесия, локомоция и произвольные движения.

Поддержание позы у человека обеспечивается теми же фазическими мышцами, что и движения, а специализированные тонические мышцы отсутствуют. Отличие заключается в том, что при «позной» деятельности мышц сила их сокращения обычно невелика, режим близок к изометрическому, а длительность сокращения значительна. В «позный» или постуральный режим работы мышц вовлекаются преимущественно низкопороговые, медленные и устойчивые к утомлению двигательные единицы.

Одна из основных задач «позной» активности – удержание нужного положения звеньев тела в поле силы тяжести (удержание головы от свисания, голеностопных суставов от тыльного сгибания при стоянии и др.). «Позная» активность может быть направлена и на фиксацию суставов, не принимающих участия в осуществляемом движении. В трудовой деятельности удержание позы бывает связано с преодолением внешних сил.

Типичный пример позы – стояние человека. Сохранение равновесия при стоянии возможно в том случае, если проекция центра тяжести тела находится в пределах опорного контура. При стоянии вертикаль, опущенная из общего центра тяжести тела, проходит несколько впереди оси голеностопных и коленных суставов и несколько позади оси тазобедренных суставов. Обеспечение устойчивости достигается активной работой многих мышц туловища и ног, причём развиваемая этими мышцами сила невелика. Максимальное напряжение при стоянии развивают мышцы голеностопного сустава, а минимальное – мышцы коленного и тазобедренного суставов. У большинства мышц активность поддерживается на более или менее постоянном уровне. Другие мышцы активируются периодически. Последнее связано с небольшими колебаниями центра тяжести тела как в сагиттальной, так и во фронтальной плоскости, постоянно происходящими при стоянии. Мышцы голени противодействуют отклонениям тела, возвращая его в вертикальное положение. Таким образом, поддержание позы – это активный процесс, осуществляющийся, как и движение, с участием обратных связей от рецепторов. В поддержании вертикальной позы участвуют зрение и вестибулярный аппарат. Важную роль играет и проприорецепция. Поддержание равновесия при стоянии – только частный случай «позной» активности. Кроме того, механизмы поддержания равновесия используются также при локомоции и повседневной двигательной деятельности. Например, быстрое движение руки может вызвать нарушение равновесия. Обычно этого не происходит, потому что произвольному движению предшествуют такие изменения в системе регуляции позы, которые заранее изменяют распределение «позной» активности мышц и тем самым обеспечивают нейтрализацию последствий движения. Это – так называемые «позные» компоненты произвольного движения.

К понятию позы примыкает понятие мышечного тонуса. Термин «тонус» многозначен, в применении к скелетным мышцам им обозначают комплекс явлений. В покое мышечные волокна обладают тургором, определяющим их сопротивление давлению и растяжению. Это составляет тот компонент тонуса, который не связан со специфической нервной активацией мышцы, обусловливающей её сокращение. Однако в естественных условиях большинство мышц обычно в некоторой степени активируются нервной системой, в частности, для поддержания позы («позный» тонус). Другой важный компонент тонуса – рефлекторный, определяющийся рефлексом на растяжение. У человека он выявляется по сопротивлению растяжению мышцы при пассивном повороте звена конечности в суставе.

Наиболее распространённой формой локомоции человека (локомоция – активное перемещение в пространстве на расстояния, значительно превышающие характерные размеры тела) является ходьба. Она относится к циклическим двигательным актам, при которых последовательные фазы движения периодически повторяются.

Для удобства изучения и описания цикл ходьбы подразделяют на фазы: для каждой ноги выделяют фазу опоры, в течение которой нога контактирует с опорой, и фазу переноса, когда нога находится в воздухе. Фазы опоры двух ног частично перекрываются по времени, образуя двухопорный период. В двухопорный период происходит перенос нагрузки с находящейся на опоре ноги, которая находится позади, на поставленную на опору переднюю ногу. Центр массы тела человека при ходьбе совершает сложные пространственные движения. Амплитуда этих движений составляет около 5 см в направлении вверх-вниз, и 2–4 см в боковом направлении. Давление на опору во время ходьбы непостоянно. Оно превышает вес тела во время наступания и отталкивания от опоры и меньше веса тела в середине одноопорного периода. Сопоставление изменений межзвенных углов в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах с распределением по времени активности мышц приводит к выводу, что движение ноги в фазу переноса в значительной степени осуществляется за счёт сил инерции (подобно двухзвенному маятнику).

Повторяемость параметров движений в последовательных циклах при ходьбе не абсолютная: они обладают некоторой вариативностью. Наименьшая вариативность у кинематической картины ходьбы, наибольшая – в работе мышц, проявляющаяся в изменениях электромиограмм от цикла к циклу. Это отражает корригирующую деятельность ЦНС, которая в каждом шаге вносит в стандартную иннервационную структуру ходьбы поправки, необходимые для обеспечения относительного постоянства её кинематики.

Бег отличается от ходьбы тем, что нога, которая находится позади, отталкивается от опоры раньше, чем другая нога опускается на неё. В результате в беге имеется безопорный период – период полёта. В беге, благодаря большим скоростям перемещения, более значительную роль играют баллистические компоненты движения – перемещение звеньев ноги по инерции.

Произвольными движениями в широком смысле слова могут быть названы самые разные движения, совершаемые как в процессе труда, так и в повседневной жизни. У человека основным рабочим органом является рука, причём для выполнения двигательной задачи определяющим обычно является положение кисти, которая должна в определённый момент оказаться в определённом месте пространства. Благодаря большому числу степеней свободы верхней конечности кисть может попасть в нужную точку по разным траекториям и при различных соотношениях углов в плечевом, локтевом и лучезапястном суставах. Это многообразие возможностей позволяет выполнять двигательную задачу, начиная движение из различных исходных поз, однако оно же ставит ЦНС перед задачей выбора одного варианта из многих.

В сложной картине работы мышц часто можно выделить устойчивые сочетания их активности, используемые в различных движениях. Это уже упоминавшиеся синергии, основанные на врождённых или выработанных в процессе опыта связях, которые, являясь устойчивыми компонентами движений, упрощают управление сложными двигательными актами и помогают преодолеть избыточность количества мышц и числа степеней свободы.

При совершении одного и того же, даже простого движения, организация мышечной деятельности в сильной степени зависит от вмешательства немышечных сил, в частности внешних по отношению к человеку. Так, при ударе молотком, когда к массе предплечья добавляется масса молотка, и, следовательно, увеличивается роль инерции, разгибание предплечья совершается по типу баллистического движения. Аналогичное по кинематике движение при работе напильником, когда основной внешней силой является трение, совершается путём непрерывной активности мышцы на протяжении всего разгибания. Если первое из этих двух движений является в основном предпрограммированным, то во втором велика роль обратных связей.

**8. Двигательный навык. Формирование**

Совершенствование двигательной функции в онтогенезе происходит как за счёт продолжающегося в первые годы после рождения созревания врождённых механизмов, участвующих в координации движений, так и в результате научения, т.е. формирования новых связей, которые ложатся в основу программ тех или иных конкретных двигательных актов. Координация новых непривычных движений имеет характерные черты, отличающие её от координации тех же движений после обучения.

Ранее уже говорилось, что обилие степеней свободы в опорно-двигательном аппарате, влияние на результат движения сил тяжести и инерции осложняют выполнение любой двигательной задачи. На первых порах обучения ЦНС справляется с этими трудностями, нейтрализуя помехи с помощью дополнительных мышечных напряжений. Мышечный аппарат жёстко фиксирует суставы, не участвующие в движении, и активно тормозит инерцию быстрых движений. Такой путь преодоления помех энергетически невыгоден и утомителен. Использование обратных связей ещё несовершенно – коррекционные посылки, возникающие на их основе, несоразмерны и вызывают необходимость повторных дополнительных коррекций.

Мышцы-антагонисты даже тех суставов, в которых совершается движение, активируются одновременно: в циклических движениях мышцы почти не расслабляются. Кроме того, возбуждены также многие мышцы, не имеющие прямого отношения к данному двигательному акту. Движения, совершаемые в таких условиях, напряжены и неэстетичны (например, движения человека, впервые вышедшего на коньках на лёд).

Как показал Н.А. Бернштейн, по мере обучения вырабатывается такая структура двигательного акта, при которой немышечные силы включаются в его динамику, становятся составной частью двигательной программы. Излишние мышечные напряжения при этом устраняются, движение становится более устойчивым к внешним возмущениям. На электромиограммах видна концентрация возбуждения мышц во времени и пространстве, периоды активности работающих мышц укорачиваются, а количество мышц, вовлечённых в работу, уменьшается. Это приводит к повышению экономичности мышечной деятельности, а движения становятся более плавными, точными и непринуждёнными.

Важную роль в обучении движениям играет рецепция, особенно проприоцепция. В процессе двигательного научения обратные связи используются не только для коррекции движения по его ходу, но и для коррекции программы следующего движения на основе ошибок предыдущего.

**9. Схема тела в ЦНС**

В настоящее время большинство специалистов согласно, что взаимодействие организма с внешней средой строится на основе модели внешнего мира и модели собственного тела, строящихся мозгом.

Необходимость внутренних моделей для управления движениями связана со спецификой сенсомоторной системы.

1. Большинство рецепторов расположено на подвижных звеньях тела – следовательно, они собирают информацию в собственных локальных системах координат. Для того чтобы воспользоваться этой информацией, её нужно преобразовать в единую систему координат или, как минимум, обеспечить возможность двухсторонних переходов.

2. Для управления движениями мозгу необходимы величины, которые не содержатся непосредственно в первичных сигналах рецепторов. К подобным величинам относятся такие, как длины кинематических звеньев, положения парциальных и общего центра масс. Кроме того, в первичных сенсорных сигналах не содержатся самые общие сведения о кинематической структуре тела: количестве и последовательности звеньев, числе степеней свободы и объёме движений в суставах.

3. Ход выполнения движения оценивается путём сравнения реальной афферентации с ожидаемой (эфферентная копия). Для многозвенных кинематических цепей, оснащённых рецепторами разных модальностей, эфферентная копия оказывается достаточно сложной, и для её построения также требуется внутренняя модель.

Вывод о наличии в ЦНС модели собственного тела был впервые сделан на основе клинических наблюдений фантома ампутированных, известного с глубокой древности. Человек, утративший конечность, в течение длительного времени субъективно продолжает ощущать её присутствие. Речь идёт не о редком феномене, проявляющимся в исключительных ситуациях: фантом после ампутации наблюдается более чем в 90% случаев. Описаны случаи фантома у детей и при врождённом отсутствии конечности. Это означает, что по меньшей мере некоторые элементы внутренней модели или, как её называют, «схемы тела», относятся к врождённым.

Характерные черты ампутационного фантома могут быть воспроизведены на здоровом человеке при выключенном зрении, в условиях блокады проведения импульсов, поступающих в мозг от кожных, суставных и мышечных рецепторов руки по чувствительным нервам. Блокировать чувствительность можно, вводя анестетик в плечевое сплетение или временно останавливая кровоток в руке (ишемическая деафферентация). Оказалось, что в этих условиях наблюдается своего рода «экспериментальный фантом», рассогласование реального и воспринимаемого положения конечности, достигающее порой значительных величин [Гурфинкель, Левик, 1991а]. Когда испытуемого просили совершить движение ишемизированной рукой, он планировал его, исходя из того, как в данный момент рука была представлена в системе внутреннего представления, а не из её реального положения.

В условиях ишемической деафферентации, несмотря на отсутствие проприоцептивного притока, не возникает ощущения «исчезновения» руки либо её дистальных звеньев. Это означает, что в ЦНС имеется своего рода список звеньев тела, составляющие которого обладают консерватизмом и устойчивостью к разного рода изменениям периферии. Сохранение кинестатических ощущений можно объяснить тем, что осознание положения кинематических звеньев происходит не на основе «сырой» афферентации, а на базе сложной информационной структуры – «схемы конечности», её внутренней модели. При изменении или резком снижении афферентации нарушается «привязка» этой модели к физическому пространству, может наблюдаться и дрейф отдельных её параметров, но сама модель сохраняется и служит базой для восприятия конечности и планирования её движений.

Другим источником представлений о схеме тела явились клинические наблюдения, показывающие, что некоторые формы церебральной патологии, особенно поражения правой теменной доли, приводят к возникновению стойких искажённых представлений о собственном теле и окружающем пространстве. Среди этих нарушений встречаются одностороннее игнорирование одной конечности или половины тела на поражённой стороне (контралатеральной по отношению к поражённому полушарию); аллостезия – восприятие стимулов, приложенных к больной стороне, как приложенных к здоровой стороне, отрицание дефекта, иллюзорные движения поражённых конечностей, отрицание принадлежности больному поражённых конечностей; ослабление осознания частей тела (асхематия и гемидеперсонализация); фантомные дополнительные конечности.

Разнообразие клинических проявлений, обусловленных нарушениями схемы тела, указывает на сложность выполняемых ею функций. Кроме того, видно, что всё многообразие нарушений распадается на три группы: а) нарушение представлений о принадлежности частей тела; б) нарушение правильных представлений о форме, размерах и положении частей тела и в) иллюзорные движения.

С точки зрения схемы тела представляют интерес и исследования так называемых «изменённых состояний сознания», возникающих у здоровых людей под действием галлюциногенов, гипноза, сенсорной депривации, во сне и т.д. Из всего многообразия феноменов изменённого состояния сознания выделяют группу этиологически независимых, т.е. не зависящих от природы агента, вызвавшего такое состояние. Треть из этих феноменов имеет непосредственное отношение к схеме тела и моторике. Люди, испытавшие изменённые состояния сознания, часто сообщают что-либо из далее перечисленного: граница между телом и окружением была размытой; опора представлялась качающейся; конечности казались больше, чем обычно; окружающие предметы были больше, чем обычно; тело исчезало; тело представлялось плавающим; окружение казалось нереальным; «я» и окружение представлялись единым целым; терялась возможность управлять движениями своего тела; части тела больше им не принадлежали. Из этого перечня видно, что и здесь можно выделить нарушения, связанные с восприятием целостности тела и его границ, размеров отдельных звеньев и нарушениями двигательных возможностей организма. В сравнении с клиническими проявлениями, характерными для органических поражений мозга, здесь можно выделить ещё одну сторону, связанную с нарушениями взаимоотношений между телом и внешним пространством: плавание, качающаяся опора и др. (т.е. с трудностями в формировании системы отсчёта).

Но, возможно, не стоит слишком сильно расширять перечень функций, выполняемых схемой тела, а отнести к ним только описание таких стабильных характеристик тела, как разделение на туловище и присоединённые к нему голову и конечности, последовательность и длины звеньев конечностей, число степеней свободы и объёмы движений в суставах, расположение мышц и основных рецептивных полей. Без этого описания невозможен ни анализ поступающих от многочисленных рецепторов сигналов о теле (соместезия), ни реализация моторных программ. Задачу описания текущего положения тела и его конфигурации в рамках соответствующей системы отсчёта целесообразно отнести к функциям системы внутреннего представления собственного тела. Такое разделение – это не просто вопрос терминологии, в его пользу говорит тесная связь между представлением собственного тела и окружающего (экстраперсонального) пространства, включая как общие закономерности формирования представления о теле и ближнем пространстве, так и во многом общий анатомический субстрат. Последнее подтверждается тем, что при поражениях определённых структур ЦНС нарушения восприятия пространства и собственного тела сопутствуют друг другу.

Подавляющая часть наших движений пространственно ориентированы, т.е. направлены на достижение определённой точки в пространстве. Пространственно ориентированной является и поза (относительно опоры, гравитационной вертикали и структуры зрительного окружения). Именно поэтому управление позой и движениями требует системы отсчёта, в которой представлено как тело, так и окружающее пространство. Из физики известно, что всякое движение относительно, поэтому говорить о движении имеет смысл только в том случае, если указано, в какой системе отсчёта это движение происходит. В последнее время изучением системы внутреннего представления и системами отсчёта начали заниматься и нейрофизиологи. В результате появилось много экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что система внутреннего представления пространства реально существует и доступна изучению. Например, установлено, что можно мысленно манипулировать трёхмерными объектами так же, как и их реальными физическими прототипами. Система внутреннего представления работает не просто с двухмерной проекцией предмета, аналогичной сетчаточному изображению, а с его трёхмерной моделью. Это следует из опытов, в которых на экране человеку предъявляли два идентичных или зеркальных предмета в разной ориентации. Для того чтобы установить, одинаковы ли показанные предметы, мозг конструировал необходимый мысленный путь для преобразования (поворот или перемещение). Выбирался не случайный, а простейший и кратчайший путь. Время мысленного манипулирования линейно зависело от угла поворота, необходимого для того, чтобы привести объекты к одной ориентации. Индикатором процессов внутреннего моделирования двигательных актов может быть усиление локального мозгового кровотока в двигательных центрах мозга, обнаруженное при многих типах мысленных движений. Так, избирательная активация кровотока в области классических речевых центров левого полушария наблюдается при невокализованной речи, например счёте про себя.

В зависимости от того, выполняются ли движения относительно собственного тела или относительно системы координат, связанной с экстраперсональным пространством, изменяется активность нейронов в различных областях мозга.

Своеобразным клиническим подтверждением существования системы внутреннего представления служит «геминеглект», т.е. игнорирование пациентом половины своего тела и внешнего пространства (обычно левой) при поражениях правой теменной доли, несмотря на сохранность элементарных сенсорных и моторных функций. Геминеглект связывали с дефицитом внимания и нарушениями программирования движений, однако многие данные свидетельствуют о том, что дефект затрагивает именно систему внутреннего представления.

В классическом эксперименте пациента-миланца просили представить себя стоящим спиной к знаменитому собору в Милане и описать расположенную перед ним площадь. Пациент называл или рисовал только здания, находящиеся с правой стороны площади, игнорируя её левую часть. Затем его просили представить себя стоящим на противоположной стороне площади лицом к собору и вновь описать открывающуюся панораму. Пациент опять описывал только правую половину площади, но при новой ориентации в сферу его внимания попадали здания, которые игнорировались в первом случае. Это означает, что внутренняя модель у пациента была полной, но он имел доступ только к одной половине этого представления, менявшейся в зависимости от ориентации его тела, т.е. от избранной системы отсчёта. Таким образом, при операциях с внутренним представлением пространства проявлялся тот же дефект, что и при рассматривании реальных объектов.

Известные способы изучения системы внутреннего представления ориентированы главным образом на её роль в восприятии. Однако в последнее время появились новые экспериментальные подходы, базирующиеся на традиционных методах физиологии движений, а не ориентированные исключительно на перцепцию и словесные отчёты. На осознаваемом уровне отражается лишь небольшая часть работы нервной системы при выполнении пространственно ориентированных действий. Поэтому можно полагать, что большинство интегративных действий, выполняемых внутренней моделью тела, протекает на подсознательном уровне. Примером таких действий могут служить описанные Р. Магнусом шейные и вестибулярные «позные» автоматизмы, участвующие в поддержании нормального положения тела и восстановлении нарушенного равновесия у животных. У здорового взрослого человека в состоянии покоя шейные влияния на мускулатуру туловища и конечностей незаметны, но выявляются на фоне тонических реакций, вызванных вибрационной стимуляцией мышечных рецепторов. У сидящего человека, стопы которого не имеют контакта с полом, вибрация ахилловых сухожилий вызывает двухстороннюю активацию четырёхглавых мышц и разгибание ног в коленных суставах. Поворот головы относительно вертикальной оси сопровождается нарушением симметрии реакции: она усиливается на «затылочной» ноге и ослабляется на «подбородочной». Такая же реакция наблюдается в ответ на непроизвольный поворот головы при вибрации шейных мышц.

Известно, что вибрация сухожилия или брюшка мышцы с частотой, вызывающей активацию мышечных рецепторов растяжения, может приводить к возникновению локального тонического вибрационного рефлекса – сокращению мышцы, подвергающейся вибрации. В результате возникает движение соответствующего звена. Если его предотвратить с помощью жёсткой фиксации, то тонический вибрационный рефлекс, как правило, не развивается, зато появляется иллюзия движения звена в направлении, противоположном тому, в котором происходило бы реальное движение в отсутствие фиксации. Так, вибрацией соответствующих шейных мышц можно вызвать поворот головы, а при её фиксации в среднем положении при той же вибрации у испытуемых создавалась иллюзия поворота головы в противоположную сторону.

При иллюзорном повороте ассиметрия движения ног имела знак, соответствующий направлению иллюзии, причём она была выражена даже сильнее, чем при реальном повороте головы. Это показывает, что вибрационная стимуляция одних и тех же афферентов может оказывать прямо противоположное модулирующее влияние на тоническую активность мышц ног в зависимости от состояния системы внутреннего представления [Гурфинкель и др., 1991б].

Известен феномен изменения направления отклонения тела при гальванической вестибулярной пробе в зависимости от ориентации (поворота) головы. Оказалось, что сходный эффект можно получить и в том случае, когда вместо реального поворота головы вызывалась иллюзия такого поворота. Таким образом, «позные» автоматизмы модулируются внутренним представлением о конфигурации тела. Кроме того, система внутреннего представления должна включать также систему координат, в которой описываются ориентация и движение тела относительно внешнего пространства. В зависимости от ситуации и двигательной задачи организм может использовать систему отсчёта, связанную с корпусом, с головой, с внешним пространством или с каким-либо подвижным объектом. Переход от одной системы координат к другой влияет не только на восприятие, но и на двигательные реакции, обычно относимые к автоматическим.

Так, медленные повороты корпуса относительно фиксированной в пространстве головы вызывают иллюзию движения головы относительно неподвижного корпуса. Это показывает, что система внутреннего представления склонна использовать систему координат, связанную с корпусом, и интерпретировать взаимный поворот головы и корпуса как вращение головы относительно неподвижного корпуса. Однако в условиях данного эксперимента можно вызвать переход от эгоцентрической системы координат (связанной с корпусом) к экзоцентрической (связанной с внешним пространством). Для этого испытуемого просили захватить рукой рукоятку, жёстко закреплённую на массивном неподвижном столе. Информация о взаимном перемещении корпуса и рукоятки, а также априорное представление о том, что рукоятка несмещаема, приводили к переходу от эгоцентрической системы координат к экзоцентрической – у испытуемого появлялись ощущения поворотов корпуса, который ранее воспринимался неподвижным, соответственно исчезали и ощущения поворотов головы.

Переход от одной системы координат к другой подтверждался не только субъективным отчётом испытуемого, но и ярко выраженными изменениями реакций глазодвигательного аппарата. Если вначале амплитуда движения глаз в направлении иллюзорного поворота головы превосходила амплитуду поворотов корпуса, то после захвата рукоятки она уменьшалась в 3–4 раза [Гурфинкель, Левик, 1995].

Итак, нейронная модель тела, механизмы построения систем отсчёта, набор базисных моторных автоматизмов и алгоритмов их согласования составляют основу, на которой формируется внутреннее представление о собственном теле и окружающем пространстве. Система внутреннего представления играет ведущую роль в задачах переработки сенсорной информации и реализации пространственно ориентированных движений. Реакции, которые на животных считаются классическими примерами рефлекторных «позных» автоматизмов, у человека в сильной степени определяются тем, как описывается взаимное положение головы, туловища и конечностей в этой системе. Такое описание требует определённой системы отсчёта. Переход из одной системы координат в другую ведёт к изменению интерпретации сенсорных сигналов и модификации двигательных реакций, возникающих в ответ на эти сигналы. Выбор системы отсчёта во многом определяется априорными сведениями об объектах внешнего мира, с которыми человек поддерживает контакт (жёсткость, несмещаемость и др.).