

JANUSZ BŁASZCZYK

*Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego  
Pasteura 3, 02-093 Warszawa*

## LOKOMOCJA SSAKÓW: KOORDYNACJA RUCHÓW KOŃCZYN

### WPROWADZENIE

Życie większości zwierząt jest związane z pewnym, specyficznym obszarem nazywanym strefą mieszkalną. Położenie i zasięg tej strefy zależy między innymi od wielkości zwierzęcia, sposobu odżywiania się oraz od zdolności celowego przemieszczania się, czyli lokomocji. W zależności od charakteru środowiska, w którym dany gatunek żyje, spotykamy różne formy poruszania się. U ssaków oprócz typowej lokomocji naziemnej rzadziej występuje pływanie oraz w przypadku nietoperzy — latanie. Lokomocja, podobnie jak każda aktywność, znajduje się pod kontrolą ośrodków motywacyjnych. Pozwala ona, między innymi, na eksplorację środowiska, zdobywanie pokarmu, poszukiwanie partnera seksualnego oraz ucieczkę w przypadku zagrożenia. Wszelkie stany popędowe, takie na przykład jak głód czy pragnienie, wyzwalają aktywność lokomocyjną. Motywacja wyznacza cel lokomocji oraz prędkość poruszania się. Inaczej porusza się zwierzę w czasie eksploracji, a inaczej w czasie ucieczki lub ataku.

Lokomocja jest wynikiem skoordynowanych ruchów całego ciała, chociaż u ssaków główna część sił potrzebnych do przemieszczenia się zwierzęcia jest wytwarzana z reguły przez mięśnie kończyn. Dlatego najczęściej opisuje się lokomocję naziemną za pomocą kolejności stawiania nóg na podłożu. Obserwacja poruszających się zwierząt pozwoliła na wyróżnienie typowych sekwencji ruchów kończyn. Każdą taką charakterystyczną sekwencję nazywa się chodem. Stwierdzono, że istnieje ścisły związek pomiędzy cechami morfologicznymi danego gatunku a rodzajem używanych chodów (HILDEBRAND 1989).

W czasie ruchu zwierzę zużywa duże ilości energii. Skończone zasoby energii, którymi dysponuje żywy organizm oraz związana z tym konieczność ciągłego ich odnawiania spowodowały, że w rozwoju filogenetycznym zostały wyselekcjonowane chody wymagające najmniejszych nakładów energii. Większość energii wytwarzanej w czasie intensywnego biegu jest zamieniana w ciepło, które kumulując się w organizmie wywołuje zmęczenie. Różne gatunki ssaków mają różną tolerancję na zmęczenie wywołane intensywną lokomocją (CAPUTA 1993). Drapieźniki oraz ssaki niedrapieżne, które mają bezpieczną niszę ekologiczną łatwo reagują zmęczeniem. Natomiast ssaki parzystokopytne żyjące na otwartej przestrzeni i wskutek tego narażone na częste ataki drapieźników mają znacznie

większą tolerancję na zmęczenie (CAPUTA 1993). Dlatego też spośród kilku tysięcy teoretycznie możliwych chodów (KOOZENKANANI i MCGHEE 1973) poszczególne gatunki ssaków wykorzystują zaledwie kilka lub kilkanaście optymalnych pod względem energetycznym chodów (HILDEBRAND 1989). Na przykład u koni opisano aż 21 różnych chodów, z czego w warunkach naturalnych jest używanych tylko pięć. Każdy z chodów charakteryzuje odmienny zakres szybkości poruszania się i dlatego każdy z nich używany jest w różnych kontekstach behawioralnych.

Zasada minimalizacji wydatku energetycznego nie stosuje się do sytuacji decydujących o przeżyciu danego osobnika. Ma to miejsce zarówno w czasie polowania, jak i ucieczki. Ofiara ataku zmusza swój organizm do maksymalnego wysiłku i ilość traconej energii oraz zmęczenie wywołane przegrzaniem mają dla niej drugorzędne znaczenie aż do momentu całkowitego wyczerpania organizmu (CAPUTA 1993). Również drapieżnik musi racjonalnie gospodarować swoimi zasobami energetycznymi. Nawet tak szybkie zwierzęta jak gepardy, które potrafią biegać z szybkością do 110 km/godz. rezygnują z pościgu, jeśli nie schwytają ofiary na dystansie około 100 m (GAMBARJAN i współaut. 1971). Każda nieudana próba osłabia zwierzę a tym samym zmniejsza szansę zdobycia pokarmu.

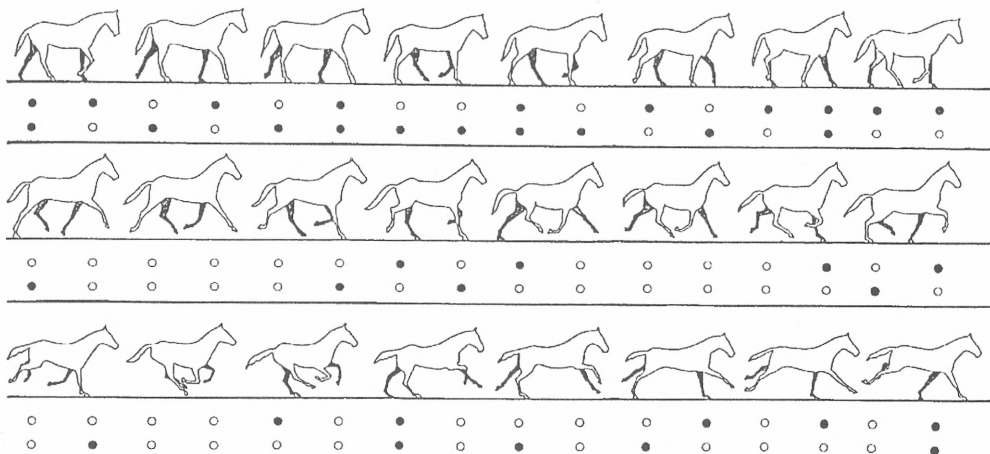
Minimalizacja wydatku energetycznego jest realizowana poprzez wybór rodzaju chodu i zakresu szybkości poruszania się. U większości ssaków lądowych typowym sposobem poruszania się jest bieg z umiarkowaną szybkością (BŁASZCZYK 1984). W ten sposób porusza się większość gatunków kotów w czasie eksploracji swoich terenów łowieckich (GAMBARJAN i współaut. 1971). W czasie poszukiwania pokarmu tygrys przebywa codziennie ponad 50 km. Jeśli uwzględnimy, że tylko co piąty atak na ofiarę kończy się sukcesem, wynika stąd wielkie znaczenie racjonalnego gospodarowania zasobami energetycznymi u drapieżników.

W warunkach naturalnych przemieszczanie się osobnika ma zazwyczaj określony cel: zdobywanie pokarmu, ucieczka, czy poszukiwanie partnera seksualnego. Realizacja takich celów zależy od sprawności poruszania się. Sprawność ta zależy od ogólnego stanu organizmu, a w szczególności od umiejętności szybkiego reagowania na różnego typu zakłócenia. W czasie biegu zwierzę może trafić na niespodziewane przeszkody, nierówności podłoża, czy inne zmiany warunków lokomocji. Pomimo tych przeszkód osobnik musi kontynuować lokomocję. Celem dynamicznej kontroli stabilności lokomocji jest utrzymanie ciągłości i płynności ruchu (HILDEBRAND 1989). Głównym elementem kontroli stabilności lokomocji jest koordynacja ruchów zwierzęcia. Ssaki posługują się stałymi wzorcami koordynacji ruchów kończyn, które, jak się wydaje, są wpisane w strukturę rdzenia kręgowego — głównego ośrodka kontrolującego ruchy lokomocyjne (LOEB 1989). Jednakże dzięki aktywności trzech głównych układów sensorycznych: wzroku, narządu równowagi (błędnika) oraz czucia głębokiego (propriocepcji), jest możliwa adaptacja rdzeniowych programów koordynacji ruchów kończyn do aktualnych warunków zewnętrznych. Dostosowywanie takie odbywa się zarówno poprzez zmiany ruchu każdej kończyny z osobna, jak i poprzez modyfikację koordynacji ruchów kończyn.

### PODSTAWOWE CHODY CZWORONOŻNE

Zasadniczy podział chodów naturalnych ssaków wprowadził HOWELL (1944). Opierając się na rejestrowanych w czasie lokomocji sekwencjach faz podparcia i przeniesienia kończyn Howell podzielił lokomocję czworonożną na chody symetryczne obejmujące przede wszystkim stęp, kłus i inochód oraz na chody niesymetryczne, do których zaliczył różne odmiany galopu. Podstawowym kryterium powyższego podziału jest symetria ruchów kończyn po obu stronach ciała (SUHANOV 1967, GRILLNER 1975, HILDEBRAND 1966). W kłusie, na przykład, zwierzę podpira się na przemian parami kończyn diagonalnych, to znaczy po podparciu na nogach prawej przedniej i lewej tylnej następuje podparcie drugą parą przekątną (lewa przednia i prawa tylna). Natomiast w czasie inochodu osobnik podpira się na zmianę parami kończyn jednostronnych. Ten ostatni chód symetryczny występuje głównie u zwierząt o proporcjonalnie długich kończynach w stosunku do długości tułowia, głównie u wielbłądów i żyraf a także u niektórych ras psów i koni (HILDEBRAND 1989).

Koordinację kończyn w czasie najczęściej obserwowanych chodów czworonożnych ilustruje rysunek 1. Na tym rysunku chody symetryczne reprezentuje stęp i kłus. Pod każdą figurką zwierzęcia pokazano odpowiadający danej fazie



Rys. 1. Koordinacja kończyn w trzech głównych chodach konia.

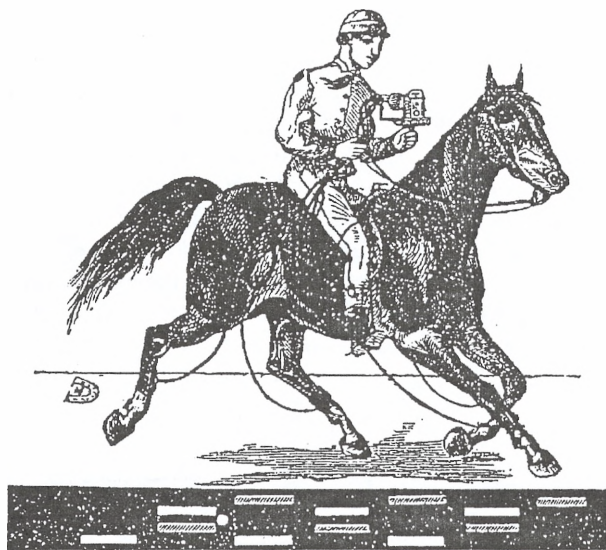
Pod każdym rysunkiem zwierzęcia umieszczono odpowiadającą danej fazie ruchu formułę podparcia. Czarnymi punktami zaznaczono kończyny mające kontakt z podłożem.

lokomocji wzorec podparcia. Taki sposób opisu lokomocji wprowadził, jeszcze pod koniec XIX wieku, amerykański fotograf i badacz lokomocji MUYBRIDGE (1957). Nie dysponując jeszcze kamerą filmową wykonał on, jako pierwszy, serie fotografii kolejnych faz lokomocji konia. Wykorzystał do tego celu szereg aparatów fotograficznych ustawionych wzdłuż drogi zwierzęcia. Migawki aparatów były wyzwalane kolejno za pomocą nitek przeciągniętych w poprzek drogi. Na podstawie analizy zdjęć uzyskano pierwsze sekwencje ruchów lokomocyjnych,





nową technikę rejestracji faz podparcia z czterech kończyn równocześnie, tak zwaną metodę rejestracji kontaktów elektrycznych (AFELT i KASICKI 1975). Na nogach kota umieszczano „buciki”, do których były mocowane elektrody. Kontakt każdej elektrody z przewodzącym podłożem powodował zamknięcie odpowiedniego obwodu elektrycznego. Fakt zetknięcia kończyny z podłożem zapisywano za pomocą rejestratora atramentowego. Podobną zasadę rejestracji faz podparcia i przeniesienia wykorzystali w swoich doświadczeniach badacze amerykańscy (CHAPIN i współaut. 1980). Jednak zamiast umieszczania na nogach zwierzęcia bucików-elektrod, które mogą zakłócać lokomocję, wykorzystano zjawisko przewodnictwa elektrycznego w żywej tkance. Kontakt kończyny z przewodzącym podłożem, połączonym ze źródłem prądu zmiennego o częstotliwości kilku kiloherców był rejestrowany za pomocą elektrod implantowanych na mięśniach nóg. Metoda ta pozwalała na jednoczesną rejestrację faz podparcia i przeniesienia oraz aktywności elektrycznej mięśni.



Rys. 3. Rejestracja koordynacji ruchów kończyn za pomocą aparatu Mareya (MAREY 1874).

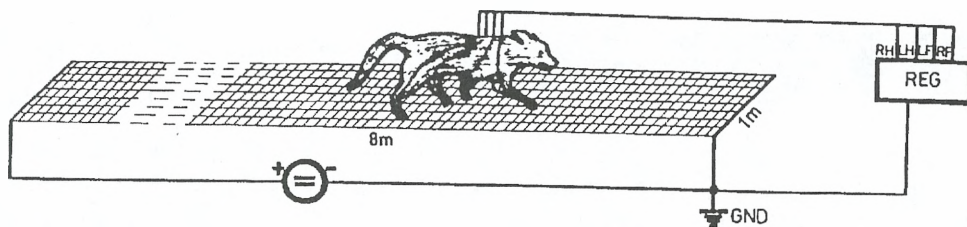
Jeździec trzyma rejestrator w rękę. Od aparatu odchodzą rurki gumowe połączone z czujnikami pneumatycznymi przytwierdzonymi do kopyt konia. W dole rysunku pokazano zarejestrowany tą metodą diagram kłusa. Aktualna faza podparcia kończyn jest zaznaczona białą kropką.

Pomimo szeregu niedogodności technicznych, związanych z powyższymi metodami, udało się zarejestrować u kotów długie sekwencje faz podparcia w czasie lokomocji w warunkach naturalnych (KASICKI 1979). W pracy tej zostały opisane zmiany czasów trwania poszczególnych faz cyklu kroku przy różnych prędkościach i w różnych chodach.

Metoda rejestracji kontaktów elektrycznych, mająca niewątpliwą przewagę nad techniką filmową, miała dość istotną wadę — nie dawała żadnych informacji na temat długości kroku i nie pozwalała mierzyć szybkości poruszającego się zwierzęcia. W wyniku wieloletnich wysiłków została opracowana nowa metoda rejestracji koordynacji kończyn w czasie lokomocji (AFELT i współaut. 1983a, BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1985). Nazwano ją metodą dwuwymiarowych diagramów chodu. W tej metodzie zapis typowych sekwencji czasów trwania faz podparcia i przeniesienia został uzupełniony o dodatkowy parametr

przestrzenny — długość kroku każdej kończyny. Dzięki temu dwuwymiarowe diagramy chodu pozwalają na określenie szybkości lokomocji. Pierwotnie metoda ta była wykorzystywana do rejestracji lokomocji psa (AFELT i współaut. 1983b, BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1986, 1989a, b, 1995). Obecnie jest używana również do badania u kotów zmian koordynacji kończyn powstałych w wyniku uszkodzeń wybranych struktur rdzenia kręgowego (GÓRSKA i współaut. 1993).

Dwuwymiarowe diagramy chodu są rejestrowane w czasie lokomocji na stacjonarnym podłożu (rys. 4). Na palcach zwierzęcia są umieszczone delikatne elektrody zbudowane z cienkiego splotu miedzianego, pozwalające na rejestrację kontaktu kończyny z podłożem. W czasie badania zwierzę porusza się po dziesięciometrowej bieżni zbudowanej z delikatnej metalowej siatki. Końce bieżni są zasilane prądem stałym o napięciu rzędu 80 mV. W ten sposób uzyskano liniowy rozkład napięcia wzdłuż drogi zwierzęcia. Zapis dwuwymiarowego diagramu chodu kłusującego psa pokazano na rysunku 5. Kontakt kończyny z podłożem jest rejestrowany w postaci impulsu prostokątnego, którego czas trwania wyznacza długość fazy podparcia danej kończyny. Z kolei długość przerwy pomiędzy impulsami równa jest fazie przeniesienia. Z uwagi na istnienie liniowego rozkładu napięcia wzdłuż bieżni, amplituda impulsu prostokątnego zależy od odległości miejsca postawienia kończyny w stosunku do początku bieżni. Różnica amplitud dwóch kolejnych impulsów wyznacza długość kroku. Metoda dwuwymiarowych diagramów chodu pozwala na kompleksowe i w pełni skomputeryzowane badania lokomocji. Dzięki tej metodzie zostały zbadane mechanizmy regulacji prędkości lokomocji u psów (BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a), zmiany koordynacji ruchów kończyn w wyniku jednostronnego uszkodzenia pierwszorzędowej kory ruchowej u psów (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1995) oraz zmiany koordynacji ruchów kończyn i powrót funkcji lokomocyjnych po uszkodzeniach rdzenia kręgowego u kotów (GÓRSKA i współaut. 1993).

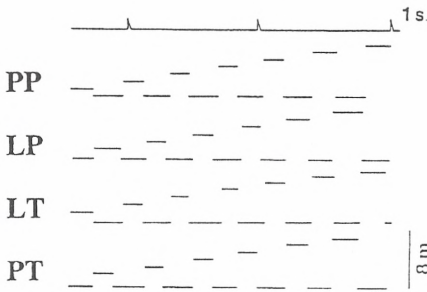


Rys. 4. Rejestracja koordynacji ruchów kończyn metodą dwuwymiarowych diagramów chodu.

Wzdłuż dziesięciometrowej metalowej bieżni, włączonej w obwód źródła prądu stałego (U) o napięciu 80 mV, porusza się pies z umieszczonymi na palcach elektrodami. Elektrody rejestrują kontakt kończyny z podłożem. Sygnały te — RH, LH, LF, RF — są przekazywane do rejestratora (REG). Jeden z końców bieżni jest uziemiony (GND).

Dużą zaletą opracowanej przez nas metody jest badanie lokomocji na stałym podłożu, czyli w warunkach zbliżonych do naturalnych. W większości ośrodków

naukowych bada się lokomocję zwierząt poruszających się na ruchomej bieżni (BŁASZCZYK i LOEB 1993). Bieżnie takie znalazły powszechne uznanie dzięki małym rozmiarom. Ruchoma bieżnia ułatwia również rejestrację aktywności elektrycznej mięśni i różnych ośrodków nerwowych zaangażowanych w kontroli lokomocji, gdyż tylko kończyny zwierzęcia poruszają się względem ruchomego bieżnika, a całe zwierzę pozostaje w miejscu. Niestety okazało się, że lokomocja zwierzęcia poruszającego się na ruchomej bieżni jest inna od tej obserwowanej w naturalnych warunkach (BŁASZCZYK i LOEB 1993). Na ruchomej bieżni oprócz zmiany poszczególnych faz kroku jest zmieniana również koordynacja kończyn. Na przykład koty na ruchomej bieżni poruszają się inochodem. Ten typ koordynacji nigdy nie jest obserwowany w warunkach naturalnych.



Rys. 5. Dwuwymiarowy diagram zarejestrowany u kłusującego psa.

Zetknięcie się kończyny z podłożem jest zapisywane w postaci prostokątnego impulsu, którego czas trwania zależy od długości fazy podparcia. Różnica amplitud pomiędzy kolejnymi impulsami wyznacza długość kroku. Oznaczenia poszczególnych kończyn jak na rysunku 2.

## KOŃCZYNA JAKO ELEMENT WYKONAWCZY SYSTEMU LOKOMOCYJNEGO

Lokomocja jest wynikiem sekwencyjnego procesu wytwarzania siły napędowej poprzez kończyny zwierzęcia. W lokomocji naziemnej kończyny oprócz wytwarzania siły napędowej, pozwalającej na przemieszczenie się organizmu, pełnią cały czas funkcję podpór utrzymujących ciężar ciała, a w pewnych sytuacjach (np. w czasie skoków) działają dodatkowo jako amortyzatory absorbujące siłę uderzenia. Rola przednich i tylnych kończyn w lokomocji nie jest identyczna. Z reguły przednie nogi wytwarzają większe siły podporowe, podczas gdy w tylnych kończynach powstają większe siły napędowe (WETZEL i STUART 1976).

W czasie lokomocji kończyny pracują w sposób pulsacyjny (BŁASZCZYK 1984). W ich pracy wyróżnia się dwie fazy. Pierwsza z nich — faza podparcia — obejmuje okres, kiedy kończyna styka się z podłożem. Właśnie w tej fazie noga wypełnia funkcje podporowo-napędowe. Druga część kroku to faza przeniesienia, czyli okres kiedy kończyna znajduje się w powietrzu. W tym czasie noga jest przemieszczana z tylnego skrajnego położenia do przodu w celu rozpoczęcia kolejnej fazy podparcia. Fazę przeniesienia dzieli się na dwa podzakresy. Przeniesienie rozpoczyna się uginaniem kończyny we wszystkich stawach (oznaczone literą F na rys. 2) a kończy prostowaniem ( $E^1$ ), przygotowującym kończynę do ponownego zetknięcia z podłożem. Brak kontaktu z podłożem powoduje, że w fazie przeniesienia kończyna nie podpira ciała i nie wytwarza siły napędowej. Jest więc zrozumiałe, że czas trwania tej fazy ma istotny wpływ na stabilność lokomocji. Im dłużej kończyny nie mają kontaktu z podłożem, tym silniejszy jest wpływ



wszelkiego rodzaju zakłóceń. Dlatego faza przeniesienia powinna być jak najkrótsza. Należy jednak pamiętać, że czas trwania fazy przeniesienia zależy przede wszystkim od amplitudy ruchu nazywanej także wymachem kończyny. Od wymachu zależy także czas trwania fazy podparcia a tym samym szybkość i stabilność lokomocji (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a). Poprzez zmianę czasu trwania fazy przeniesienia układ nerwowy może również wpływać na miejsce postawienia kończyny, co pozwala mu kontynuować bieg nawet po nierównym terenie (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a).

Ważnym zadaniem kończyn jest utrzymanie odpowiedniej, stabilnej postawy ciała w czasie lokomocji. Podczas kontaktu z podłożem kończyna wytwarza siłę podporową, która równoważy siłę grawitacji i momenty sił spowodowane zakłóceniami. Fazę podparcia można podzielić na dwa podzakresy. Fazę podparcia rozpoczyna ugięcie kończyny (okres  $E^2$  na rys. 2), które pełni funkcję amortyzującą oraz stabilizującą. Znaczenie funkcjonalne takiego ugięcia najłatwiej zrozumieć analizując szybką lokomocję. Podczas biegu występuje faza lotu czyli okres, gdy żadna z kończyn nie dotyka podłoża. Fazę lotu kończy ponowne zetknięcie nóg z podłożem. Działające w tym momencie siły mogłyby uszkodzić kończynę. Zapobiega temu ugięcie nóg, które osłabia siłę uderzenia. Istnieje również inne funkcjonalne znaczenie ugięcia kończyn w czasie lokomocji. Powoduje ono obniżenie pozycji tułowia, a tym samym niższe położenie środka ciężkości ciała. Jest to szczególnie widoczne w czasie skradania się drapieżników. Oprócz oczywistego znaczenia maskującego, pozwalającego zwierzęciu podejść bliżej do potencjalnej ofiary, obniżenie tułowia pozwala na wydłużenie czasu trwania fazy podparcia. Zwiększa to zdolność zwierzęcia do gwałtownego przyspieszenia w czasie ataku. Wydłużony kontakt nóg z podłożem zwiększa również stabilność postawy oraz manewrowość, czyli zdolność do zmiany kierunku i szybkości biegu. Wreszcie, obniżenie pozycji tułowia daje możliwość zmniejszenia ruchów środka ciężkości, a to między innymi decyduje o ilości zużywanej w czasie lokomocji energii (HILDEBRAND 1989).

W momencie, gdy oś stawu biodrowego w przypadku tylnej kończyny a oś stawu barkowego dla przedniej kończyny przejdą nad punktem podparcia nogi rozpoczyna się druga część fazy podparcia (okres  $E^3$  na rys. 2). Oprócz kontynuacji funkcji podporowej w tym czasie jest wytwarzana główna siła napędowa (BŁASZCZYK 1984).

#### PROBLEM STABILNOŚCI W LOKOMOCJI CZWORONOŻNEJ

U większości naziemnych kręgowców cztery kończyny wyznaczają cztery punkty podparcia ciała. U stojącego zwierzęcia, to jest w warunkach statycznych, te cztery punkty wyznaczają czworobok podparcia, w którym zamknięty jest rzut środka ciężkości. Tak długo, jak rzut środka ciężkości pozostaje wewnątrz tego czworoboku, postawa zwierzęcia jest stabilna. O stabilności statycznej decydują również czynniki morfologiczne — kształt, proporcje oraz ciężar ciała. Im większy jest czworobok podparcia i im niżej położony jest środek ciężkości ciała tym lepsza jest stabilność statyczna (BŁASZCZYK 1993).



Rzut środka ciężkości ciała zwierzęcia nie wypada dokładnie w środku czworoboku podparcia. U większości ssaków środek ciężkości ciała jest przesunięty do przodu ze względu na ciężar głowy. Dlatego warunek stabilności statycznej jest spełniony również, gdy zwierzę stoi na trzech nogach. Jednak w tym przypadku postawa zwierzęcia jest bardziej wrażliwa na wszelkie zakłócenia, czyli ma mniejszy zapas stabilności.

Statyczna postawa jest punktem wyjścia do wszelkich zachowań ruchowych z lokomocją włącznie. Lokomocja i postawa mają wspólny aparat wykonawczy, dlatego tak duże znaczenie dla skuteczności lokomocji ma współdziałanie mechanizmów posturalnych i lokomocyjnych. Wytwarzanie ciągłej siły napędowej w czasie lokomocji wymaga okresowego odrywania kończyn od podłoża. Z kolei podniesienie kończyny powoduje utratę jednego punktu podparcia, co w konsekwencji zmienia warunki stabilności. Również skrócenie czasu trwania fazy podparcia, które następuje wraz ze wzrostem szybkości lokomocji (ARSHAVSKY i współaut. 1965, AFELT i KASICKI 1975, WETZEL i STUART 1976, BŁASZCZYK 1984) zmniejsza stabilność dynamiczną.

Najważniejszym zadaniem sterowania lokomocją jest zapewnienie skoordynowanych ruchów kończyn i dostosowanie ich do warunków zewnętrznych. Neuronalne sterowanie lokomocją musi uwzględniać również pewne cechy morfologiczne zwierzęcia, takie jak wzajemne położenie i długość kończyn. U większości ssaków o stosunkowo długich kończynach istnieje niebezpieczeństwo następowania tylną nogą na kończynę przednią. Dlatego sterowanie lokomocją musi wykluczyć możliwość takich kolizji. Układ nerwowy zapewnia bezkôlizyjne ruchy kończyn poprzez tworzenie odpowiednich zależności pomiędzy amplitudą i fazą ruchów kończyn jednostronnych (BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i LOEB 1993).

Kolejnym problemem optymalizacji sterowania lokomocją jest utrzymanie równowagi. Zmiana szybkości lokomocji ma istotny wpływ na stabilność. Wraz ze zmniejszeniem szybkości lokomocji rosną wymagania związane z utrzymaniem równowagi ciała. Dlatego wyróżnia się chody z równowagą statyczną i chody z równowagą dynamiczną. Do pierwszej grupy są zaliczane chody, w sekwencji których dominują podparcia na trzech i czterech kończynach, na przykład stęp. W chodach ze stabilnością dynamiczną — w klusie, inochodzie, czy w galopie — w cyklu kroku przeważają podparcia na dwóch nogach. Jak wielkie znaczenie dla koordynacji kończyn ma stabilność oraz optymalizacja zużycia energii najłatwiej dostrzec w modelach matematycznych lokomocji czworonożnej. Okazało się, że uwzględnienie w modelu tylko tych dwóch czynników pozwala na znalezienie teoretycznych koordynacji, które są bardzo zbliżone do chodów naturalnych (REIBERT i SUTHERLAND 1983).

Warunkiem stabilności dynamicznej lokomocji jest zrównoważenie w dłuższym przedziale czasowym wszystkich momentów sił. Zmniejszenie stabilności dynamicznej w wyniku skrócenia faz podparcia lub chwilowy brak kontaktu kończyny z podłożem nie powoduje natychmiastowej utraty równowagi. Zaburzenie równowagi może się jednak pojawić w czasie lokomocji po nierównym podłożu oraz przy szybkich zmianach kierunku i szybkości poruszania się. Dlatego tak ważnym parametrem koordynacji ruchów kończyn jest miejsce stawiania nóg (BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989a). Biegające zwierzę widzi teren bezpośrednio przed sobą. Dzięki temu ma możliwość zmiany miejsca stawiania

przednich kończyn. Z kolei, żeby zmniejszyć prawdopodobieństwo upadku tylne kończyny są stawiane zazwyczaj w pobliżu miejsca, gdzie przed chwilą podparła się przednia kończyna.

Utrzymaniu równowagi dynamicznej sprzyja bezwładność ciała, skrócenie do minimum czasu trwania faz przeniesienia oraz równomierne rozłożenie w czasie pracy kończyn. Dlatego optymalną sekwencję stawiania kończyn reprezentują chody symetryczne, a w szczególności klus, który jest chodem naturalnym najbardziej preferowanym przez psy (BŁASZCZYK 1984). Zmniejszenie szybkości klusa powoduje pogorszenie stabilności dynamicznej. Ażeby zapobiec utracie równowagi pies musi wydłużyć czas trwania fazy podparcia poprzez zwiększenie amplitudy ruchu kończyny. W klusie taka zmiana nie jest możliwa, gdyż powstaje niebezpieczeństwo następowania tylnymi nogami na przednie. Dlatego układ sterowania lokomocją wprowadza wydłużenie fazy podparcia z jednoczesnym przesunięciem w czasie ruchów kończyn jednostronnych. Tak zmodyfikowany chód nazywa się stępem. Dzięki zmianom relacji czasowo-przestrzennych ruchów kończyn w stępie dominują podparcia trójnożne, dzięki czemu poprawia się stabilność chodu (BŁASZCZYK 1984). Zmiana odwrotna, to jest zwiększenie szybkości lokomocji, wiąże się z przeciwnymi do opisanych powyżej zmianami koordynacji (AFELT i współaut. 1983b, BŁASZCZYK 1984, BŁASZCZYK i DOBRZECKA 1989b).

Nieco inaczej przedstawia się problem stabilności chodów niesymetrycznych. Różne odmiany galopu zaliczane do klasy chodów niesymetrycznych cechuje to, że tylko jedna para kończyn przekątnych lub jednostronnych pracuje jednocześnie. Czas trwania kontaktu nogi z podłożem może być w galopie bardzo krótki. U geparda faza podparcia stanowi tylko 16% do 18% całego cyklu kroku (HILDEBRAND 1989). Głównym elementem galopu u większości ssaków jest długa faza lotu, kiedy to wszystkie kończyny nie mają kontaktu z podłożem. Faza ta pod względem stabilności jest bezpieczna, gdyż zwierzę porusza się ruchem balistycznym. Jednocześnie jednak mniejsza jest manewrowość galopu i dlatego chody niesymetryczne są używane w sytuacjach, gdy jest wymagana znaczna prędkość, a kwestia stabilności chodu schodzi na drugi plan. Warto również wspomnieć, że faza lotu pozwala na wydłużenie fazy przeniesienia kończyny i dlatego umiarkowany galop jest bardziej efektywny niż bardzo szybki klus. Wymach kończyn w galopie jest dodatkowo zwiększony poprzez ruchy grzbietu. Znaczna szybkość ruchu kończyn oraz duża praca związana z przemieszczaniem środka ciężkości ciała powodują, że galop pochłania duże ilości energii i dlatego jest używany jedynie w sytuacjach decydujących o przeżyciu zwierzęcia.

Ważną, a jednocześnie bardzo mało poznaną rolę w stabilizacji lokomocji ssaków odgrywają ruchy głowy i ogona (WETZEL i STUART 1976). Poprzez zmianę pozycji głowy zwierzę może wpływać na położenie środka ciężkości ciała. Zmiana położenia głowy względem tułowia poprzez wrodzone odruchy błędnikowe wpływa na długość kroku. Przemieszczenia środka ciężkości spowodowane ruchami głowy ułatwiają przeniesienie ciężaru ciała z jednej na drugą kończynę. Stabilizujący wpływ skoordynowanych ruchów głowy jest doskonale widoczny w lokomocji naziemnej ptaków. W tym przypadku częstotliwość ruchów głowy jest ściśle skorelowana z częstotliwością ruchu kończyn (FROST 1978).

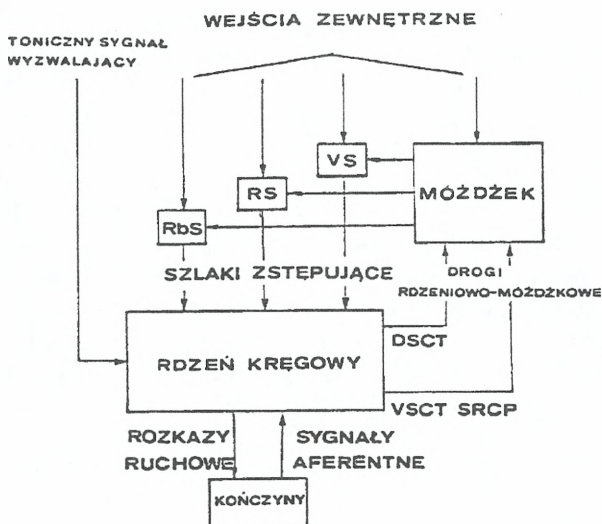
## NEURONALNE MECHANIZMY STEROWANIA LOKOMOCJĄ U SSAKÓW

Pomimo intensywnych badań lokomocja w dalszym ciągu kryje wiele tajemnic. Jak dotychczas udało się w miarę dobrze opisać wiele zjawisk towarzyszących lokomocji. Dysponujemy dokładnym opisem ruchów kończyn i tułowia oraz opisem całej mechaniki ruchu (WETZEL i STUART 1976). Znacznie mniej wiadomo na temat samego sterowania lokomocją na poziomie układu nerwowego. Wiadomo, że rdzeń kręgowy jest odpowiedzialny za generowanie wzorców lokomocji (WETZEL i STUART 1976, LOEB 1989). Pomimo usilnych starań nie udało się jednak poznać struktury i głównych elementów centralnego (rdzeniowego) generatora lokomocji oraz nie stworzono spójnej teorii sterowania lokomocją (LOEB 1989). Udało się dotychczas stwierdzić, że centralny generator wzorca nie opracowuje każdorazowo rozkładu aktywności mięśni nóg. Takie działanie byłoby bardzo czasochłonne i wprowadzałoby do układu sterującego lokomocją opóźnienia uniemożliwiające spełnienie założonej funkcji (LOEB 1989). Zamiast tego układ nerwowy posługuje się wzorcem aktywności kończyny traktując ją jako podstawową jednostkę funkcjonalną. W strukturę rdzenia kręgowego są wpisane wzorce aktywności wszystkich mięśni danej kończyny. Powyższy program sterowania ruchem kończyny może być modyfikowany poprzez informacje czuciowe docierające do rdzenia. Taka hipoteza sterowania ruchami lokomocyjnymi, sformułowana przez BERNSTEINA (1967), ma obecnie najwięcej zwolenników (BIZZI i współaut. 1982, FELDMAN 1986, BERKINBLIT i współaut. 1986). Koncepcja ta zakłada, że układ sterowania lokomocją ustala jedynie docelową pozycję ruchu każdej kończyny. Do realizacji tego celu układ nerwowy korzysta z gotowych wzorców pobudzenia mięśni, które nie zależą od informacji sensorycznej. Nie oznacza to, że te „sztywne” programy sterujące nie są w ogóle modyfikowalne. Istnieją trzy podstawowe kanały dostarczające bieżącej informacji na temat wykonywanych ruchów ciała oraz warunków ich realizacji. Są to wejścia do rdzeniowego generatora lokomocji z receptorów proprioceptywnych (czucia głębokiego), z układu przedsionkowego oraz z narządu wzroku. Te trzy sygnały pozwalają na bieżąco korygować błędy sterowania oraz dostosować sterowanie do warunków zewnętrznych (WETZEL i STUART 1976).

Istotną rolę w integracji informacji sensorycznej z aktywnością generatora rdzeniowego pełni mózdzek (ARSHAVSKY i współaut. 1983). Schemat organizacji pętli rdzeniowo-mózdkowej pokazano na rysunku 6. Informacja wynikająca z cyklicznej aktywności generatora rdzeniowego jest przesyłana do mózdzku grzbietową (DSCT) i brzusznią (VSCT) drogą rdzeniowo-mózdkową oraz drogą rdzeniowo-siatkowo-mózdkową (SRCP). Grzbietowa droga rdzeniowo-mózdkowa przekazuje szczegółową informację o działaniu ruchowego aparatu wykonawczego określając fazy i siły skurczu mięśni, kąty stawowe, fazy ruchu kończyny. Maksimum aktywności tej drogi przypada na okres podparcia kończyny. Aktywność DSCT zanika po deafferentacji, czyli po uszkodzeniu nerwów czuciowych kończyn. Z kolei szlakami: brzuszny i rdzeniowo-siatkowy są przesyłane do mózdzka informacje na temat aktywności wewnętrznej rdzeniowych struktur lokomocyjnych. Nic więc dziwnego, że deafferentacja kończyn nie wpływa na te



sygnały. W mózdzku następuje integracja sygnałów rdzeniowych z informacją proprioceptywną, przedsionkową i wzrokową. Odpowiednio zmodyfikowane sygnały mózdzkowe są przesyłane do rdzenia trzema drogami: siatkowo-rdzeniową (RS), przedsionkowo-rdzeniową (VS) i czerwienno-rdzeniową (RbS). Pozwala to na dostosowanie ruchów kończyn i całego ciała do zmieniających się warunków środowiska.



Rys. 6. Schemat pętli mózdkowo-rdzeniowej umożliwiającej dostosowanie ruchów lokomocyjnych do warunków zewnętrznych.

Toniczny sygnał wywołujący uruchamia rdzeniowy generator ruchów lokomocyjnych. Informacja wynikająca z cyklicznej aktywności tego generatora jest przesyłana do mózdzku grzbietową (DSCT) i brzusznią (VSCT) drogą rdzeniowo-mózdkową oraz drogą rdzeniowo-siatkowo-mózdkową (SRCP). Zmodyfikowane sygnały mózdzkowe są przesyłane ponownie do rdzenia drogami zstępującymi: czerwienno-rdzeniową (RbS), siatkowo-rdzeniową (RS) oraz przedsionkowo-rdzeniową (VS).

Zgromadzona dotychczas wiedza na temat mechaniki ruchu, aktywności struktur nerwowych w czasie lokomocji oraz poznanie mechanizmów stabilizacji dynamicznej pozwalają żywić nadzieję, że w najbliższym czasie stworzymy kompleksową teorię kontroli lokomocji. Jak daleko jesteśmy od tego celu niech świadczy fakt, że dotychczas, pomimo dużych wysiłków, nie udało się zbudować maszyny, która chodzi, pływa lub lata w oparciu o mechanizmy wykorzystywane w przyrodzie.

## LOCOMOTION IN MAMMALS: PRINCIPLE OF INTERLIMB COORDINATIONS

### Summary

Vertebrate locomotion is a vast and complex topic. The manner in which an animal moves depends on the behavioural context that determines the goal, speed and direction of the locomotion. The animal limbs are the main source of the propulsive and support forces that are needed for locomotion. The gaits that animals select are related not only to their body proportions, speed, and agility, but also to the biomechanics of their bodies, their expenditure of energy, and the neuromuscular control that is required. At the phenomenological level, we have good descriptions of locomotion. However, we do not really have a theory of control for locomotion. Both the musculoskeletal mechanics and the neural control circuitry are complex enough to make intuitive guesses about how locomotion works unlikely to be successful. Different aspects of locomotion have been studied in the Nencki Institute for over 20 years. A new method for animal locomotion investigation developed in our Institute contributed to a great advancement in these studies. The 2-D gait diagram method allows for simultaneous measurement of the basic overground locomotion parameters such as swing and stance durations, stride length, velocity of movement etc. Using this method we were able to

investigate physiological mechanisms of locomotion velocity control in quadrupeds and to study neuronal circuitry involved in the interlimb coordination during locomotion. Results of these studies are discussed in the paper.

## LITERATURA

- AFELT Z., KASICKI S., 1975. *Limb coordinations during locomotion in cats and dogs*. Acta Neurobiol. Exp. 35, 369-379.
- AFELT Z., BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1983a. *Stepping frequency and stride length in animal locomotion: a new method of investigation*. Acta Neurobiol. Exp. 45, 227-233.
- AFELT Z., BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1983b. *Speed control in animal locomotion: transitions between symmetrical and nonsymmetrical gaits in the dog*. Acta Neurobiol. Exp. 45, 233-250.
- ARSHAVSKY Y. I., GELFAND I. M., ORLOVSKY G. N., 1983. *The cerebellum and control of rhythmical movement*. TINS 6, 417-422.
- ARSHAVSKY Y. I., KOTS Y. M., ORLOVSKY G. N., RODIONOV I. M., SHIK M. L., 1965. *Investigation of the biomechanics of running by the dog*. Biophysics 10, 737-746.
- BERKINBLIT M. B., FELDMAN A. G., FUKSON O. I., 1986. *Adaptability of innate motor patterns and motor control mechanisms*. Beh. Brain Sci. 9, 585-638.
- BERNSTEIN N. A., 1967. *The co-ordination and regulation of movement*. Oxford, Pergamon Press.
- BIZZI E., ACCORNERO N., CHAPPLE W., HOGAN N., 1982. *Arm trajectory formation in monkey*. Exp. Brain Res. 46, 139-143.
- BŁASZCZYK J. W., 1984. *Fizjologiczne mechanizmy regulacji prędkości lokomocji czworonożnej na przykładzie psa*. Praca doktorska. IBD. PAN. Warszawa.
- BŁASZCZYK J. W., 1993. *Kontrola stabilności postawy ciała*. Kosmos 42(2), 473-486.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1985. *Physiological mechanisms of velocity control in quadrupedal locomotion*. Physiol. Bohemoslov. 34, 9-13.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1986. *Two-dimensional gait diagrams applied to the study of normal and pathological gaits*. Int. Conf. „Novel Approaches to the Study of Motor Control”, Banff, Kanada, 6-7.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1989a. *Speed control in quadrupedal locomotion: Principles of limb coordination in the dog*. Acta Neurobiol. Exp. 49, 105-124.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1989b. *Alteration in the pattern of locomotion following a partial movement restraint in puppies*. Acta Neurobiol. Exp. 49, 39-46.
- BŁASZCZYK J. W., DOBRZECKA C., 1995. *Locomotion in dogs with unilateral somatosensory cortex lesion*. Acta Neurobiol. Exp. 55, 133-140.
- BŁASZCZYK J. W., LOEB G. E., 1993. *Why cats pace on the treadmill?* Physiol. Beh. 53, 501-507.
- CAPUTA M., 1993. *Dlaczego skóra twarzy zdradza nasze emocje? Termoregulacja mózgu*. Kosmos 42, 347-363.
- CHAPIN J. K., LOEB G. E., WOODWAD D. J., 1980. *A simple technique for determination of footfall patterns of animals during treadmill locomotion*. J. Neurosci. Meth. 2, 97-102.
- FELDMAN A. G., 1986. *Once more on the equilibrium-point hypothesis for motor control*. J. Mot. Beh. 18, 17-54.
- FROST B. J., 1978. *The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon*. J. Exp. Biol. 74, 187-196.
- GAMBARJAN P. P., ORLOVSKI G. N., PROTOPOPOVA T. G., SEVERIN F. W., SHIK M. L., 1971. *Rabota myszcz pri raznykh vidakh lokomocji koszki i prispobillitnyje izmenienia organow dwizheniya w semiejstwie Felidae*. [W:] *Morfologia i ekotogia pozvonocznych*. Izdatelstwo Nauka, 220-235.
- GÓRSKA T., MAJCYŃSKI H., BEM T., ZMYSŁOWSKI W., 1993. *Hindlimb swing, stance and step relationships during unrestrained walking in cats with lateral funicular lesion*. Acta Neurobiol. Exp. 53, 133-142.
- GRILLNER S., 1975. *Locomotion in vertebrates — central mechanisms and reflex interaction*. Physiol. Rev. 55, 247-304.
- HILDEBRAND M., 1959. *Motion of the running cheetah and horse*. J. Mammal. 40, 481-495.
- HILDEBRAND M., 1966. *Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods*. Folia Biotheoret. 6, 9-22.
- HILDEBRAND M., 1989. *The quadrupedal gaits of vertebrates*. Bioscience 39, 766-775.
- HOWELL A. B., 1944. *Speed in Animals*. Chicago, University of Chicago Pres, 12-87.
- KASICKI S., 1979. *Koordinacja ruchów kroczących kota w czasie symetrycznych rodzajów lokomocji*. Praca doktorska. IBD. PAN.

- KOOZENKANANI S. M., MCGHEE R. B., 1973. *Occupancy problems with pairwise exclusion constraints - an aspect of gait enumeration*. J. Cyber. 2, 14-26.
- LOEB G. E., 1989. *Neural control of locomotion*. Bioscience 39, 800-804.
- MAREY E. J., 1874. *Machina zwierzęca*. Redakcja Przeglądu Tygodniowego, Warszawa, 140-177.
- MUYBRIDGE E., 1957. *Animal in motion*. New York. Dover, 23-181.
- REIBERT R. M., SUTHERLAND I. E., 1983. *Machine that walk*. Scientific American 248(1), 32-39.
- SUHANOV V. B., 1967. *Materiały po lokomocji naziemnych pozwonoczných: I. Obszczaja klasifikacja simmetriczeskich pohodok*. Moskowskoje Obszczestwo Ispytatieli Prirody. Biuletin Novaja Seria 72, 118-135.
- WETZEL M. C., STUART D. G., 1976. *Ensemble characteristics of cat locomotion and its neural control*. Prog. Neurobiol. 7, 1-98.