

Приложение 1-2.

Двигательная функция центральной нервной системы

М. В. Пивоварчик АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ Учебно-методическое пособие Минск 2005 Рекомендовано научно-методическим советом Белорусского института правоведения Рецензенты: канд. биол. наук доцент Леднева И. В., канд. мед. наук, доцент Авдей Г. М.

- 1. Организация деятельности двигательных систем мозга.
- 2. Роль спинного мозга в регуляции двигательной активности.
- 3. Роль ствола мозга в регуляции двигательных функций.
- 4. Участие мозжечка в регуляции двигательной активности
- 5. Роль базальных ганглиев в регуляции двигательной активности
- 6. Участие таламуса в регуляции двигательных функций
- 7. Роль коры в регуляции двигательных функций

1. Организация деятельности двигательных систем мозга.

Источник: [Тема 7. Двигательная функция центральной нервной системы](#)

В регуляции фазной (динамической) и позной (статической) активности мышц принимают участие различные структуры мозга – спинной мозг, ствол мозга, мозжечок, таламус, базальные ганглии и кора больших полушарий. Каждый отдел мозга выполняет определенные задачи, или функции, конкретный характер которых зависит от вида мышечной деятельности. Так, при выполнении произвольного целенаправленного действия необходимо сформировать побуждение к действию (драйв, мотивация), создать замысел, или цель, действия, определить план реализации замысла, т. е. программу действия и приступить к выполнению этого плана, используя при этом адекватную для данного действия позу. Распределение обязанностей между отделами мозга в этом случае, вероятно, будет таким: мотив и конкретная цель, или замысел, действия формируется в мотивационных и ассоциативных зонах новой коры, а также в структурах лимбической системы. Программа, или план, действия отбирается из массива имеющихся программ или формируется заново. В том и другом случае в формировании программы действия принимают участие ассоциативные и двигательные зоны новой коры при обязательном участии базальных ядер мозжечка и таламуса. Конкретная же реализация программы осуществляется скелетными мышцами под влиянием импульсов, идущих от альфа-мотонейронов спинного мозга, которые получают необходимые команды по пирамидному пути от двигательной коры больших полушарий, а также по нисходящим путям от компонентов экстрапирамидной системы, т. е. от базальных ядер, мозжечка и ствола мозга.

Каждый нейронный механизм мозга, участвующий в регуляции фазной и позной мышечной активности, по предложению ряда физиологов называется двигательной системой, или двигательным центром. Различают двигательные системы спинного мозга, ствола, мозжечка, базальных ядер, таламуса и новой коры. В расположении структур, отвечающих за удержание позы и регуляцию движений (т. е. двигательных, или моторных, центров), прослеживается четкая иерархия, отражающая постепенное усовершенствование двигательных функций в процессе эволюции, которое сопровождалось не только перестройкой существовавших двигательных систем, но и надстраиванием новых

(контролирующих) структур, отвечающих за определенные программы движения.

В спинном мозге располагается основной элемент всей двигательной системы мозга – альфа-мотонейроны. Аксоны этих нейронов являются единственным каналом, соединяющим нервную систему со скелетными мышцами. Только возбуждение альфа-мотонейрона приводит к активации соответствующих мышечных волокон. В спинном мозге существуют два механизма, активирующих альфа-мотонейроны. Первый механизм – это прямое нисходящее влияние на альфа-мотонейрон, например, такие воздействия могут оказывать аксоны гигантских пирамидных клеток Беца, расположенных в двигательной коре. Однако активация альфа-мотонейронов нередко осуществляется опосредованно, через вставочные нейроны (число которых в спинном мозге огромно) и гамма-мотонейроны. Последние активируют интрафузальные мышечные волокна, повышая тем самым чувствительность мышечных рецепторов, т. е. мышечных веретен к растяжению мышцы. Следствием этого является повышение потока импульсов, идущих от мышечных веретен к альфа-мотонейронам (в том числе через вставочные нейроны), что приводит к возбуждению альфа-мотонейронов и иннервируемых ими мышечных волокон. Такой механизм активации альфа-мотонейронов называется гамма-петлей. Итак, гамма-мотонейроны, по сути, выступают в роли вставочных нейронов, но с особым вариантом возбуждения, т. е. с участием периферического посредника в виде мышечных веретен. Кроме того, в спинном мозге имеются нейроны, выполняющие роль пейсмекера, т. е. автоматического генератора импульсов, возбуждающих альфа-мотонейроны. За счет такого механизма автоматически, без сигналов от супраспинальных двигательных систем могут возникнуть шагательные движения. Эти нейроны формируют так называемый центральный генератор шагания, который у здорового человека, вероятнее всего, полностью переходит под контроль супраспинальных структур (уже с первых месяцев постнатального развития).

Вторым «этажом» управления двигательной активностью являются двигательные системы ствола мозга (в том числе вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярная формация продолговатого мозга и моста, ядра четверохолмия), с участием которых регулируется мышечный тонус, организуется соответствующая поза, в том числе позволяющая выполнять целенаправленные движения. Двигательные системы ствола мозга находятся под контролем мозжечка, базальных ядер, таламуса и двигательной коры больших полушарий. В целом ствольные двигательные системы являются компонентами экстрапирамидной системы. В эту же систему входят мозжечок, базальные ядра и таламус, которые условно можно отнести к третьему «этажу» управления движением. Мозжечок и базальные ядра выполняют две основные двигательные задачи. Во-первых, они контролируют функции двигательных систем ствола мозга, в том числе вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации. Во-вторых, они обеспечивают двигательную кору больших полушарий необходимыми программами действия и корректируют двигательные команды, идущие от двигательной коры к нейронам спинного мозга по пирамидному пути. Четвертым «этажом» управления движения является кора больших полушарий, в том числе ее ассоциативные и двигательные области. В ассоциативных областях (лобной и теменной коры) формируются мотивация действия и его «замысел», или цель, а также программа, или план, целенаправленного действия. Для оценки «замысла» и выбора конкретной программы действия информация из ассоциативной коры поступает одновременно к базальным ядрам и мозжечку, от которых она возвращается через ядра таламуса к коре больших полушарий.

(главным образом, к ее двигательной области). От гигантских пирамидных клеток Беца двигательной коры информация направляется непосредственно к нейронам спинного мозга (по пирамидному, или кортикоспинальному, пути). Одновременно с целью коррекции движения и для того, чтобы произвольное целенаправленное движение осуществлялось в оптимальной, удобной позе, сигнал от пирамидных клеток Беца направляется по экстрапирамидным путям к компонентам экстрапирамидной системы, в том числе к базальным ядрам, мозжечку, вестибулярным ядрам, красному ядру, ретикулярной формации продолговатого мозга и моста. Все двигательные системы мозга работают с использованием обратной связи, т. е. на основе получения сенсорной информации, в том числе идущей от мышечных веретен, сухожильных и суставных рецепторов, от тактильных рецепторов и рецепторов вестибулярного аппарата.

На спинальном уровне у человека протекают лишь простейшие координации, например, реципрокное торможение мышц-антагонистов. Ствол мозга обеспечивает координацию правильной установки тела в пространстве. Важная роль в координации движений принадлежит мозжечку, который обеспечивает такие качества движения, как плавность, точность, необходимая сила. Полушария мозга (кора и базальные ядра) обеспечивают наиболее тонкие координации движений – двигательные реакции, приобретенные в индивидуальной жизни. Однако осуществление этих реакций, конечно же, базируется на работе двигательных систем спинного мозга и ствола мозга.

2. Роль спинного мозга в регуляции двигательной активности.

Источник: **Тема 7. Двигательная функция центральной нервной системы**

С участием спинного мозга осуществляются примитивные процессы регуляции деятельности скелетных мышц, позволяющие выполнять фазные движения типа сгибания и разгибания в соответствующих суставах, а также регулирующие тонус мышц. Регуляция тонуса мышц осуществляется с участием двух видов рефлексов спинного мозга: миотатических и позно-тонических. Фазная активность представлена сгибательными рефлексами и механизмами, инициирующими локомоторные движения (шаговые движения). В основе рефлекторной деятельности спинного мозга лежат рефлекторные дуги, представленные афферентными нейронами (они лежат в спинномозговых ганглиях), вставочными нейронами, а также мотонейронами. Среди мотонейронов выделяют альфа-мотонейроны и гамма-мотонейроны. Альфа-мотонейроны предназначены для активации большинства мышечных, или экстрафузальных, волокон. Гамма-мотонейроны активируют мышечные волокна, входящие в состав мышечных веретен (интрафузальные волокна) и тем самым регулируют чувствительность мышечных веретен к растяжению.

Миотатические рефлексы (синонимы – рефлексы на растяжение, стреч-рефлексы) – это группа рефлексов (например, коленный рефлекс, ахиллов рефлекс), которые обычно называют сухожильными, потому что в клинике для их выявления производится удар неврологическим молоточком по сухожилию соответствующей мышцы. Этот вид рефлексов, в изучении которых большую роль сыграл Ч. Шеррингтон, рассматривается как механизм автоматического регулирования активности мышц в соответствии с ее длиной и скоростью укорочения или удлинения. В основе миотатического рефлекса лежит отрицательная обратная связь от мышечных веретен к альфа-мотонейронам. Эти рефлексы играют важную роль в поддержании тонуса

Сгибательные рефлексы возникают под влиянием потока импульсов, идущих от кожных рецепторов – тактильных, температурных, болевых. Эти потоки называются афферентами сгибательного рефлекса. Все импульсы возбуждают альфа-мотонейроны сгибателей ипсилатеральной конечности и одновременно тормозят альфа-мотонейроны разгибателей этой же конечности. Происходит сгибание в соответствующем суставе и «уход» от повреждающего фактора.

Рефлекс шагательных движений. Если новорожденного поставить на твердую поверхность стола, поддерживая его, то можно отметить появление у него серии шагательных движений. Это и есть проявление рефлекса шагательных движений, который у ребенка сохраняется примерно первые два месяца жизни. В этом рефлексе, однако, нет классической рефлекторной дуги и классического пути ее активации. Считается, что рефлекс шагательных движений – это один из вариантов функционирования нейронных образований, в которых заранее заложена «программа» действий (центральный генератор шагания; генераторы шагания правой и левой ноги).

Позно-тонические рефлексы спинного мозга направлены на поддержание позы. С их помощью регулируется тонус мышц. Эти рефлексы возникают с проприорецепторов мышц шеи и регулируют тонус мышц при изменении положения головы и шеи.

Патологические рефлексы. При нарушении супраспинальных влияний у человека может появиться группа спинальных рефлексов, которые имеются в норме лишь в первые дни и месяцы постнатального развития. Растормаживание этих примитивных рефлексов является клиническим признаком нарушений работы мозга (существуют определенные приемы, позволяющие выявить эти так называемые патологические рефлексы).

3. Роль ствола мозга в регуляции двигательных функций.

Источник: **Тема 7. Двигательная функция центральной нервной системы**

Двигательные ядра черепномозговых нервов. Как известно, часть черепномозговых нервов имеет ствол мозга, к которому относятся продолговатый мозг, мост и средний мозг, содержит структуры, принимающие участие в регуляции мышечной активности. Это двигательные ядра черепномозговых нервов, вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярная формация, нейроны покрышки четверохолмия (тектум), а также черная субстанция, которая функционально связана с базальными ганглиями. Двигательные ядра – скопление альфа-мотонейронов. Эти ядра принимают участие в регуляции сократительной активности поперечно-полосатых мышц лица, глотки, языка, глаз, иннервируют жевательную мускулатуру, а также мышцу, натягивающую барабанную перепонку, иннервируют всю мимическую мускулатуру и др.

Рефлексы пищевого поведения (глотание, сосание, жевание) представляют собой достаточно сложную и детерминированную последовательность включения отдельных мышечных групп головы, шеи, грудной клетки и диафрагмы. Они запускаются при раздражении рецепторов слизистой ротовой и носовой полостей, глотки и гортани за счет возбуждения чувствительных волокон тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Большинство этих рефлексов может осуществляться без участия вышележащих отделов центральной нервной системы. С участием двигательных ядер черепномозговых нервов, находящихся в продолговатом мозге, реализуются и некоторые защитные рефлексы – рвота, чиханье, кашель, слезоотделение, смыкание век. Эти рефлексы обеспечивают нормальную работу входных отделов дыхательной и пищеварительной систем и глаз путем отвергания повреждающих агентов. Защитные рефлексы осуществляются за счет поступления информации от рецепторов слизистой оболочки глаза, полости рта, гортани, носоглотки через чувствительные ветви тройничного и языкоглоточного нервов в чувствительные ядра продолговатого мозга, откуда она направляется к двигательным ядрам тройничного, блуждающего, лицевого, языкоглоточного, добавочного или подъязычного нервов. Ствол мозга принимает непосредственное участие в регуляции позы тела за счет реализации статических и статокинетических рефлексов. Эти рефлексы предназначены для перераспределения мышечного тонуса, благодаря чему сохраняется удобная для животного (и человека) поза или происходит возвращение в эту позу из «неудобной» позы (соответственно позно-тонические и выпрямительные рефлексы), а также

сохраняется равновесие при ускорении (статокинетические рефлексy). Возбуждающие или тормозные влияния со стороны стволовых центров передаются либо непосредственно на альфа-мотонейроны, либо через гамма-мотонейроны и интернейроны спинного мозга.

Вестибулярные ядра представляют собой скопления нейронов продолговатого мозга и моста. Нейроны вестибулярных ядер возбуждают альфа-мотонейроны разгибателей и одновременно по механизму реципрокной иннервации тормозят альфа-мотонейроны сгибателей. Благодаря этому при раздражении вестибулярного аппарата так меняется тонус верхних и нижних конечностей, что, несмотря на изменение положения головы и шеи, равновесие тела не нарушается.

Красное ядро расположено в области среднего мозга. Нейроны этого ядра получают информацию от коры головного мозга, мозжечка, а также от базальных ядер. Красное ядро получает необходимую информацию о положении тела в пространстве, о состоянии мышечной системы и кожных покровов, красное ядро вместе с вестибулярными ядрами участвует в регуляции позы.

Ретикулярная формация ствола мозга – это структура, содержащая нейроны и идущая в ростральном (к коре) направлении от спинного мозга к таламусу и коре больших полушарий. Помимо участия в обработке сенсорной информации (неспецифический канал) ретикулярная формация выполняет и функцию двигательной системы. Нейроны ретикулярной формации продолговатого мозга оказывают такое же влияние на нейроны спинного мозга, как и нейроны красного ядра – при своем возбуждении они активируют альфа-мотонейроны сгибателей и тормозят альфа-мотонейроны разгибателей. Нейроны ретикулярной формации моста, наоборот, действуют подобно нейронам вестибулярных ядер, т. е. повышают активность альфа-мотонейронов разгибателей и тормозят активность альфа-мотонейронов сгибателей. Поэтому ретикулярная формация также принимает участие в регуляции позы. Вероятно, вследствие того что ретикулярная формация является коллектором неспецифического сенсорного потока, она, используя эту информацию, участвует в регуляции мышечной активности.

Статические рефлексy направлены на изменение тонуса скелетных мышц при изменении положения тела в пространстве, а также на перераспределение тонуса мышц, направленное на восстановление нормальной позы, если животное выведено из нее. В связи с этим статические рефлексy условно делят на позно-тонические и выпрямительные. Выпрямительные рефлексy проявляются в том, что животное из «непривычного», не свойственного для него положения переходит в естественное положение.

4. Участие мозжечка в регуляции двигательной активности

Источник: [Тема 7. Двигательная функция центральной нервной системы](#)

Согласно общепринятому мнению, основное значение мозжечка состоит в том, что он корректирует и дополняет деятельность других двигательных центров. Основные функции мозжечка – регуляция позы и мышечного тонуса, координация медленных движений и рефлексов поддержания позы и коррекция быстрых целенаправленных движений, формируемых двигательной корой больших полушарий. При этом считается, что каждая область мозжечка (архиоцеребеллум, палеоцеребеллум и неocereбеллум) выполняет определенные функции в процессах координации мышечной деятельности.

Архиоцеребеллум (или внутренняя часть) регулирует активность вестибулярных ядер продолговатого мозга и нейронов ретикулярной формации моста. Тем самым он влияет на процессы равновесия и формирования позы. Это влияние достигается тем, что кора архиоцеребеллума за счет клеток Пуркинье регулирует состояние нейронов ядра шатра (тормозит их активность при возбуждении клеток Пуркинье или, наоборот, повышает их активность при торможении клеток Пуркинье). В свою очередь, возбуждение нейронов ядра шатра активирует нейроны вестибулярных ядер и нейроны ретикулярной формации моста, результатом чего является рост активности альфа-мотонейронов мышц-разгибателей. Деятельность архиоцеребеллума основана на информации, поступающей от рецепторов вестибулярного аппарата по вестибуло-мозжечковым волокнам, входящим в состав ядерно-мозжечкового пути.

Функция палеоцеребеллума (или средней части мозжечка) – это взаимная координация позы и целенаправленного движения, а также коррекция выполнения сравнительно медленных движений на основе механизма обратной связи. Эта функция реализуется с участием двух промежуточных ядер мозжечка – пробковидного и шаровидного, которые влияют на активность красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга. Деятельность палеоцеребеллума основана на информации, поступающей от мышечных, сухожильных и суставных рецепторов, а также от двигательной коры. Функция коррекции медленных движений имеет важное значение в процессе обучения. Однако она не может быть реализована при выполнении быстрых и очень сложных движений, т. е. в условиях дефицита времени.

Неоцеребеллум (или латеральная часть мозжечка) играет важную роль в программировании сложных движений, выполнение которых происходит без использования механизма обратных связей. Деятельность неоцеребеллума основана на информации, поступающей от ассоциативных зон коры («замысел»). Предполагается, что мозжечок программирует каждый следующий шаг на основе информации о предыдущем.

Роль базальных ганглиев в регуляции двигательной активности. Считается, что афферентным входом базальных ядер является неостриатум, т. е. хвостатое тело и скорлупа. Выделяют три основных входящих потока афферентации. Первый несет сенсорную информацию от таламуса. Второй поток афферентации идет от среднего мозга (преимущественно от черной субстанции), а третий – от коры больших полушарий, в том числе от сенсорных зон коры, от двигательных зон (пирамидная и экстрапирамидная кора), от передней ассоциативной области, а также от поясной извилины.

Установлено, что бледный шар является основной структурой базальных ядер, от которой идут эфферентные пути практически со всеми отделами центральной нервной системы. От неостриатума, т. е. хвостатого ядра, и скорлупы также идут многочисленные пути. Самый мощный из них – это путь к бледному шару, посредством которого неостриатум также связан практически со всей ЦНС. Кроме того, от неостриатума идут прямые пути к черной субстанции, к красному ядру, к вестибулярным ядрам, к оваре, к медиальной группе ядер таламуса, к мозжечку, а также к спинному мозгу. Не исключено наличие прямых путей и к коре больших полушарий, хотя основная часть информации от хвостатого ядра и скорлупы к коре проходит последовательно через бледный шар и таламус. В целом между неостриатумом и корой больших полушарий имеется замкнутый круг связей: неостриатум – бледный шар – таламус – кора полушарий головного мозга – неостриатум.

Особый интерес представляют связи неостриатума с черной субстанцией, так как нарушение этих связей приводит к развитию патологии (например, болезни Паркинсона). Взаимодействие черной субстанции и хвостатого ядра основано на прямых и обратных связях между ними. Так, установлено, что стимуляция хвостатого ядра усиливает активность нейронов черной субстанции. С другой стороны, выявлено, что стимуляция черной субстанции увеличивает содержание дофамина в хвостатом ядре, а разрушение черной субстанции снижает его.

В отношении овары известно, что она образует двусторонние связи с различными долями коры больших полушарий головного мозга, с обонятельными луковицами, с черной субстанцией среднего мозга, со скорлупой, хвостатым ядром, миндалевидным комплексом, таламусом и бледным шаром. Это указывает на то, что оварда имеет какую-то важную функцию, в том числе в регуляции движений. Считается, что базальные ядра совместно с черной субстанцией регулируют двигательные автоматизмы, обеспечивают нормальное распределение тонуса и адекватную динамику движения. Одной из основных функций базальных ядер, по мнению многих исследователей, является их участие в формировании двигательных программ. В частности, предполагается, что базальные ядра, подобно мозжечку, используются в качестве системы, в которой уточняется программа выполнения сложных движений (автоматизмов и произвольных движений). Иначе говоря, базальные ядра, подобно мозжечку, рассматриваются как составная часть экстрапирамидной системы.

При этом полагают, что для формирования двигательной программы информация от ассоциативных участков коры, т. е. от мест, где зарождается «замысел» движения (параллельно потоку информации к мозжечку), поступает к неостриатуму, т. е. к хвостатому ядру и скорлупе. От неостриатума информация идет по двум каналам: 1) к черной субстанции, от которой она возвращается к нео-стриатуму (дофаминергический путь) и одновременно идет через таламус к двигательной коре больших полушарий; 2) информация от неостриатума поступает к бледному шару, а от него через таламус достигает двигательной коры. Таким образом, вся информация, поступающая к двигательной коре от неостриатума, бледного шара и черной субстанции, идет через таламус. Поступив в двигательную кору, информация (т. е. уточненная программа действия), используется для управления движением. С этой целью двигательная кора посылает к мышцам двигательные команды по пирамидному и экстрапирамидному путям к альфа-мотонейронам спинного мозга. При нарушении всех описанных выше связей происходят изменения в двигательной сфере человека.

Имеются сведения о том, что от черной субстанции идут также нисходящие пути к гамма-мотонейронам спинного мозга и (или) к клеткам Реншоу, благодаря чему черная субстанция способна непосредственно контролировать активность альфа-мотонейронов спинного мозга. Не исключается, что и бледный шар имеет прямой выход к структурам ствола мозга, в частности – к ретикулярной формации, а от нее – к ретикулоспинальному пути. Но эти влияния, вероятно, не имеют решающего значения в процессах управления движением. Итак, путь «ассоциативная кора – неостриатум – бледный шар (и параллельно – черная субстанция) – таламус – двигательная кора» играет важную роль в процессах управления движением. В настоящее время сделан вывод о том, что хвостатое ядро и скорлупа осуществляют тормозной контроль над поведенческими реакциями организма. В частности, неостриатум осуществляет тормозной контроль за деятельностью бледного шара, в результате чего достигаются максимальная точность и экономичность совершаемых двигательных актов.

5. Роль базальных ганглиев в регуляции двигательной активности

Источник: [Тема 7. Двигательная функция центральной нервной системы](#)

Считается, что афферентным входом базальных ядер является неостриатум, т. е. хвостатое тело и скорлупа. Выделяют три основных входящих потока афферентации. Первый несет сенсорную информацию от таламуса. Второй поток афферентации идет от среднего мозга (преимущественно от черной субстанции), а третий – от коры больших полушарий, в том числе от сенсорных зон коры, от двигательных зон (пирамидная и экстрапирамидная кора), от передней ассоциативной области, а также от поясной извилины.

Установлено, что бледный шар является основной структурой базальных ядер, от которой идут эфферентные пути практически со всеми отделами центральной нервной системы. От неостриатума, т. е. хвостатого ядра, и скорлупы также идут многочисленные пути. Самый мощный из них – это путь к бледному шару, посредством которого неостриатум также связан практически со всей ЦНС. Кроме того, от неостриатума идут прямые пути к черной субстанции, к красному ядру, к вестибулярным ядрам, к оваре, к медиальной группе ядер таламуса, к мозжечку, а также к спинному мозгу. Не исключено наличие прямых путей и к коре больших полушарий, хотя основная часть информации от хвостатого ядра и скорлупы к коре проходит последовательно через бледный шар и таламус. В целом между неостриатумом и корой больших полушарий имеется замкнутый круг связей: неостриатум – бледный шар – таламус – кора полушарий головного мозга – неостриатум.

Особый интерес представляют связи неостриатума с черной субстанцией, так как нарушение этих связей приводит к развитию патологии (например, болезни Паркинсона). Взаимодействие черной субстанции и хвостатого ядра основано на прямых и обратных связях между ними. Так, установлено, что стимуляция хвостатого ядра усиливает активность нейронов черной субстанции. С другой стороны, выявлено, что стимуляция черной субстанции увеличивает содержание дофамина в хвостатом ядре, а разрушение черной субстанции снижает его.

В отношении овары известно, что она образует двусторонние связи с различными долями коры больших полушарий головного мозга, с обонятельными луковицами, с черной субстанцией среднего мозга, со скорлупой, хвостатым ядром, миндалевидным комплексом, таламусом и бледным шаром. Это указывает на то, что оварда имеет какую-то важную

функцию, в том числе в регуляции движений. Считается, что базальные ядра совместно с черной субстанцией регулируют двигательные автоматизмы, обеспечивают нормальное распределение тонуса и адекватную динамику движения. Одной из основных функций базальных ядер, по мнению многих исследователей, является их участие в формировании двигательных программ. В частности, предполагается, что базальные ядра, подобно мозжечку, используются в качестве системы, в которой уточняется программа выполнения сложных движений (автоматизмов и произвольных движений). Иначе говоря, базальные ядра, подобно мозжечку, рассматриваются как составная часть экстрапирамидной системы. При этом полагают, что для формирования двигательной программы информация от ассоциативных участков коры, т. е. от мест, где зарождается «замысел» движения (параллельно потоку информации к мозжечку), поступает к неостриатуму, т. е. к хвостатому ядру и скорлупе. От неостриатума информация идет по двум каналам: 1) к черной субстанции, от которой она возвращается к нео-стриатуму (дофаминергический путь) и одновременно идет через таламус к двигательной коре больших полушарий; 2) информация от неостриатума поступает к бледному шару, а от него через таламус достигает двигательной коры. Таким образом, вся информация, поступающая к двигательной коре от неостриатума, бледного шара и черной субстанции, идет через таламус. Поступив в двигательную кору, информация (т. е. уточненная программа действия), используется для управления движением. С этой целью двигательная кора посылает к мышцам двигательные команды по пирамидному и экстрапирамидному путям к альфа-мотонейронам спинного мозга. При нарушении всех описанных выше связей происходят изменения в двигательной сфере человека.

Имеются сведения о том, что от черной субстанции идут также нисходящие пути к гамма-мотонейронам спинного мозга и (или) к клеткам Реншоу, благодаря чему черная субстанция способна непосредственно контролировать активность альфа-мотонейронов спинного мозга. Не исключается, что и бледный шар имеет прямой выход к структурам ствола мозга, в частности – к ретикулярной формации, а от нее – к ретикулоспинальному пути. Но эти влияния, вероятно, не имеют решающего значения в процессах управления движением. Итак, путь «ассоциативная кора – неостриатум – бледный шар (и параллельно – черная субстанция) – таламус – двигательная кора» играет важную роль в процессах управления движением. В настоящее время сделан вывод о том, что хвостатое ядро и скорлупа осуществляют тормозной контроль над поведенческими реакциями организма. В частности, неостриатум осуществляет тормозной контроль за деятельностью бледного шара, в результате чего достигаются максимальная точность и экономичность совершаемых двигательных актов.

6. Участие таламуса в регуляции двигательных функций

Источник: [Тема 7. Двигательная функция центральной нервной системы](#)

Таламус, как коллектор почти всей сенсорной информации, производит обработку этой информации, до того как она поступает в соответствующие участки коры. Поэтому точность этой обработки во многом определяет возможность использования сенсорной информации в процессах управления движением. В этом процессе участвуют все три вида ядер таламуса – специфические, или релейные, неспецифические и ассоциативные.

Кроме того, таламус обрабатывает поток импульсов, идущих к нему от мозжечка, хвостатого ядра, бледного шара и черной субстанции, и затем пересылает ее в моторные зоны коры. Тем самым таламус участвует в формировании двигательных программ сложных произвольных движений. Эту функцию, в частности, выполняют специфические, или релейные, моторные ядра таламуса, разрушение которых приводит к необратимому нарушению движений. Кроме передачи проекционных влияний на кору, нейронные сети таламуса могут сами осуществлять замыкание рефлекторных путей без участия коры головного мозга, а также принимать участие в организации ряда сложных рефлекторных реакций, в том числе двигательных. Так, у «таламических» животных, т. е. при полном удалении коры и подкорковых ядер, но при сохраненном таламусе, сохраняются не только простые движения, но и сложные цепи двигательных реакций. За счет этих реакций совершаются передвижение в пространстве (локомоции) и сложные двигательные реакции, для которых необходима интеграция соматических мышц и мускулатуры внутренних органов (т. е. глотание, сосание, жевание). При повреждении таламуса все эти двигательные реакции нарушаются. Таламус, помимо огромного входящего афферентного потока, имеет широкие эфферентные связи с другими структурами ЦНС, в частности с базальными ядрами, гипоталамусом, гиппокампом, ядрами миндалевидного комплекса. Благодаря такой интегративной функции таламус участвует в организации и реализации инстинктов, влечений, эмоций, в том числе в организации их двигательных компонентов. Сложное строение таламуса, а также наличие в нем взаимосвязанных специфических, неспецифических и ассоциативных ядер позволяет ему организовывать такие двигательные реакции, как сосание, жевание, глотание, смех. Многочисленные внутриталамические связи обеспечивают интеграцию сложных двигательных реакций с вегетативными процессами, регулируемые структурами лимбической системы. Таламические интегративные механизмы имеют большое значение для условнорефлекторной двигательной деятельности

и для формирования мотивационного поведения. Оказывая большое влияние на состояние и деятельность коры больших полушарий, таламус сам находится под регулирующим и корректирующим влиянием коры. Эти нисходящие влияния осуществляются через прямые (кортикоталамические) и опосредованные (кортикоталамические) пути и обеспечивают влияние коры на таламический уровень сенсорного анализа и интеграции. Множественные восходящие из таламуса в кору и нисходящие из коры в таламус пути лежат в основе деятельности единой таламокортикальной системы.

7. Роль коры в регуляции двигательных функций

Источник: [Тема 7. Двигательная функция центральной нервной системы](#)

Моторные зоны коры у приматов и человека расположены в предцентральной области, т. е. в передней центральной извилине и задних отделах верхней и средней лобных извилин. Кроме них, на медиальной поверхности коры расположена дополнительная моторная область. Электрическая стимуляция различных участков моторной коры вызывает четкие, координированные двигательные реакции, а также (при слабом раздражении) сокращения отдельных мышц противоположной половины тела.

У человека и приматов разные группы мышц представлены группировками нейронов моторной коры, расположенными в определенной последовательности, т. е. зоны моторной коры организованы строго по соматотопическому принципу – каждой мышце соответствует свой участок области коры. Так, представительство мышц нижних конечностей расположено в медиальной части предцентральной извилины, вблизи продольной щели, а представительство мышц головы и шеи – в дорсолатеральных участках. Мышцы левой половины тела представлены в правом полушарии, и наоборот.

Нейронные группировки моторной коры, связанные с движением разных мышц, занимают разные по размеру площади и распределены неравномерно. Непропорционально большие участки связаны с движением пальцев рук, кистей, языка, мышц лица и значительно меньше – с большими мышцами спины и нижних конечностей. Карта представительства мышц моторной коры имеет вид «гомункулюса» – человечка с огромной головой, языком, кистью и очень маленькими туловищем и ногами. Неравномерное распределение связано с тем, что аксоны пирамидных нейронов моторной коры дают наибольшее количество синаптических контактов на тех мотонейронах спинного мозга, которые иннервируют мышцы пальцев кисти, языка, лица. Такая организация обеспечивает наиболее тонкое и точное управление движением именно этих мышц. Удаление участков моторной коры вызывает нарушение соответствующего движения.

У человека и приматов гигантские пирамидные клетки Беца и другие нейроны моторной коры сгруппированы в вертикально ориентированные колонки («элементарные функциональные единицы»), управляющие работой небольших групп мышечных волокон. Такие колонки нервных клеток включают все шесть слоев коры. Считается, что двигательные колонки способны возбуждать или тормозить группу функционально однородных мотонейронов. В то же время выявлено, что нейроны коры, регулирующие деятельность какой-либо мышцы, не сосредоточены в пределах только одной колонки. Показано, что для колонок характерна тонкая функциональная специализация. Например,

существуют отдельные колонки моторной коры, связанные с быстрыми (фазными, или фазическими) и медленными (тоническими) движениями. Полагают, что каждая колонка управляет суставом, т.е. от колонки идут команды к разным мышцам, деятельность которых имеет отношение к данному суставу. Установлено, что вертикальные колонки специализируются и в отношении положения сустава – возбуждение одних колонок вызывает сгибание соответствующего сустава, а возбуждение других – фиксацию этого сустава. Иначе говоря, двигательная колонка в значительной степени представляет собой функциональное объединение нейронов, регулирующих деятельность нескольких мышц, действующих на тот или иной сустав. Таким образом, в колонках пирамидных нейронов моторной коры представлены не столько мышцы, сколько движения.

Эфферентными выходами колонок являются гигантские пирамидные нейроны (клетки Беца), расположенные в V слое моторной коры. Эти нейроны обладают фоновой активностью, изменение которой предшествует возникновению произвольных движений. Аксоны гигантских пирамидных нейронов образуют пирамидный путь, заканчивающийся возбуждающими синапсами на альфа-мотонейронах (частично, на вставочных нейронах и на гамма-мотонейронах) разных уровней спинного мозга и ствола мозга противоположной стороны. Аксоны пирамидного пути имеют самую большую в организме скорость передачи возбуждения и служат для вызова произвольных движений. Кроме того, нисходящий сигнал в пирамидных волокнах оказывает влияние на нейроны восходящих афферентных путей, модулируя в них передачу импульсов, что, видимо, также является компонентом кортикальной организации двигательного акта. Наряду с пирамидной системой в моторной коре начинается экстрапирамидная система. Эта система отличается тем, что аксоны ее корковых клеток идут к базальным ганглиям, мозжечку, красному ядру, вестибулярным ядрам, ретикулярной формации и другим структурам ствола мозга, которые по нисходящим путям воздействуют на спинномозговые нейроны. В целом пирамидный и экстрапирамидный пути – это единый механизм, благодаря которому выполняется сложное целенаправленное движение при сохранении равновесия и ориентации в пространстве.

В моторную кору приходит афферентация от тактильных, проприорецептивных, вестибулярных, висцеральных, зрительных и слуховых рецепторов, как непосредственно от соответствующих проекционных, так и от ассоциативных областей коры. Важно подчеркнуть, что через систему ассоциативных волокон двигательная область коры связана со многими зонами противоположного полушария, что имеет большое значение для эффективного управления произвольными движениями.

Особое значение для деятельности моторной коры имеет афферентация, поступающая в нее от рецепторов мышц, сухожилий и суставов. Вход в моторную кору от проприорецепторов мышц топически специфичен. Это обеспечивает реализацию рефлексов, замыкающихся через пирамидные клетки непосредственно на альфа-мотонейронах спинного мозга. Такая организация лежит в основе высокой степени самоорганизации и совершенствования движения путем коррекции управления движениями на основе сигналов обратной связи.

Именно первичная соматосенсорная зона, локализованная в задней центральной извилине, является ведущей при анализе сигналов кожной, мышечной и висцеральной чувствительности, которые поступают сюда с участием аксонов релейных клеток заднего

вентрального ядра таламуса. Различные участки тела имеют в этой зоне четкое пространственное представительство (т.е. имеет место соматотопический принцип организации). Например, проекция нижних конечностей находится в верхних участках постцентральной извилины, а проекция головы и верхней половине тела – в нижних ее участках. Площадь представительства зависит от важности участка – она значительно выше для кистей рук, лица и голосового аппарата по сравнению с туловищем и нижними конечностями. Вторая соматосенсорная зона, расположенная в латеральной (силвиевой) борозде, получает сенсорную информацию от аксонов релейных клеток центрального заднего ядра таламуса. Эта зона также играет определенную роль в деятельности моторных центров коры, хотя и меньше, чем первая зона.

Структурами коры, ответственными за замысел и организацию движения являются основные ассоциативные зоны коры: лобная ассоциативная область и теменная ассоциативная область. Лобная ассоциативная область, участвуя в реализации психических процессов, одновременно является местом организации целенаправленной деятельности, в том числе за счет принятия решения и формирования программы действия. Эта область у человека имеет также непосредственное отношение к формированию устной (моторный, или речедвигательный, центр Брока) и письменной речи. Информация о замысле движения передается соответствующим центрам моторной коры, которые направляют двигательные команды к альфа-мотонейронам спинного мозга (по пирамидному пути), а также к базальным ганглиям, мозжечку, красному ядру, вестибулярным ядрам и ретикулярной формации ствола мозга (по экстрапирамидному пути). Архипалеокортекс включает структуры древней и старой коры больших полушарий – обонятельный бугорок и окружающая его кора, переднее продырявленное пространство, гиппокамп, зубчатая фасция, ядра прозрачной перегородки, а также сводчатая извилина, включающая поясную извилину, истмус, парагиппокампальную извилину и крючок. Как известно, он представляет собой одну из важных интегративных систем мозга и является неспецифическим активатором всех видов корковой деятельности. Помимо других функций (обоняние, внимание, эмоции, регуляция вегетативных процессов), архипалеокортекс обеспечивает осуществление биологически важных врожденных рефлексов (в частности, поисковый, пищевой, половой, оборонительный) и их двигательных компонентов. Очевидно, что указанные структуры архипалеокортекса содержат врожденные двигательные программы, реализация которых обеспечивает проявление указанных рефлексов.