

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ЧАСТЬ 2

Двигательная активность является не только результатом рефлекторных реакций, но и внешним проявлением заложенных в ЦНС двигательных программ.

1. Общий план центральной регуляции двигательной активности
2. Спинной мозг в регуляции движений
3. Двигательные системы ствола мозга.
4. Мозжечок в обеспечении двигательной деятельности.
5. Функции базальных ганглиев в регуляции движений.
6. Двигательная кора в обеспечении моторного действия.

Общий план центральной регуляции движений

Движения могут быть направлены на поддержание позы, перемещение тела в пространстве, перемещение частей тела; произвольными и произвольными.

Структурная организация регуляцией движений предполагает разделение функций между разными структурами ЦНС.

Высшие (мотивационные зоны коры, подкорки и ассоциативные зоны коры) определяют план движений, который включает в себя побуждение к действию и замысел действия.

Команда замысла действия адресуется структурам программного обеспечения движений (система базальных ганглиев и мозжечок).

Исполнительными структурами ЦНС являются моторные зоны коры, ствол мозга и спинной мозг с моторными единицами.

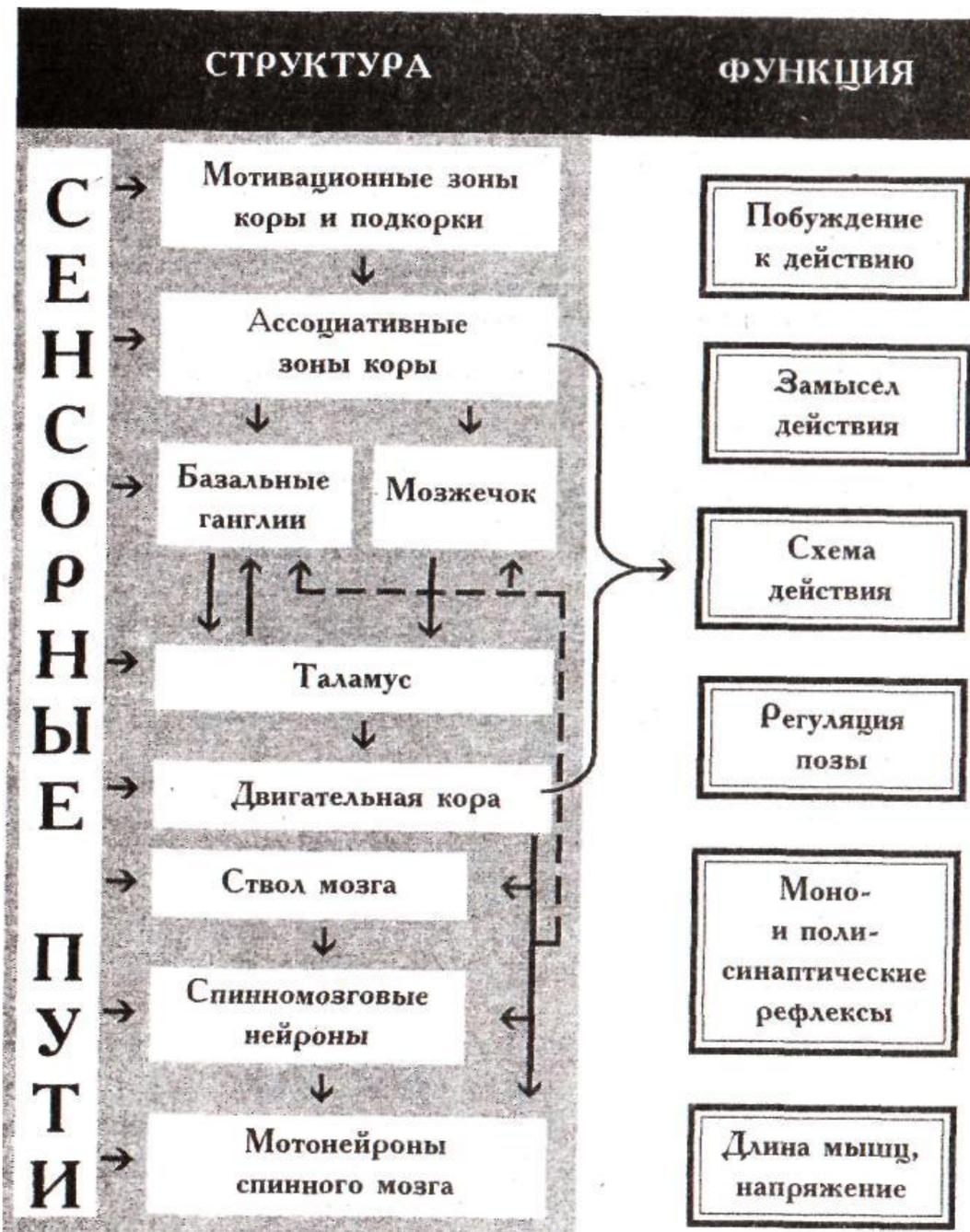
Ствол мозга обеспечивает регуляцию позы и тонический компонент движений.

Спинной мозг осуществляет простейшие рефлексы поддержания длины и ограничения напряжения мышц, исполнение команд расположенных выше структур.

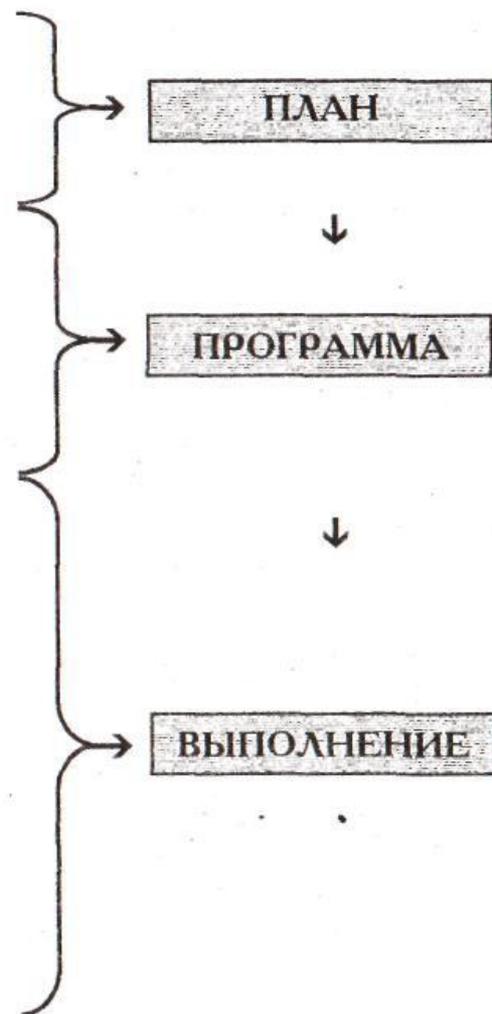
Нарушения в этой иерархической системе на любом уровне приводят к нарушению двигательной активности.

Чем более высоко организован двигательный центр, тем больше возможностей для компенсации нарушений.

Быстрее всего проходят двигательные параличи, связанные с нарушениями ассоциативных и мотивационных зон. Намного хуже компенсируется нарушение функций спинальных нейронов.



РОЛЬ В ДВИЖЕНИИ



Спинной мозг в регуляции движений

Самостоятельная деятельность спинальных двигательных систем обеспечивает простейшие, но очень важные двигательные реакции (рефлексы поддержания постоянства длины скелетных мышц, рефлексы ограничения напряжения скелетных мышц, полисинаптические рефлексы).

СПИНАЛЬНЫЙ ШОК

Возникает при разрыве спинного мозга. Проявляется в выраженном нарушении рефлексов, центры которых локализованы ниже места травмы.

Имеет 4 стадии:

- **полная арефлексия (до 6 недель),**
- **период появления слабых движений пальцев (через несколько месяцев),**
- **стадия усиления сгибательных рефлексов,**
- **появление разгибательных рефлексов и генерализация рефлексов.**

На 4-й стадии генерализация может быть столь выражена, что отмечены случаи «спинального стояния». Нарушение последовательности осуществления или искажение стадий является признаком неполного разрыва спинного мозга.

Основная причина шока состоит в нарушениях связей

Регуляция двигательной активности в спинном мозге

обеспечивается вставочными нейронами, альфа-мотонейронами и гамма-мотонейронами.

Эфферентная иннервация скелетных мышц обеспечивается альфа-мотонейронами.

Рецептивный аппарат скелетных мышц представлен мышечными веретенами и тельцами Гольджи.

Мышечные веретена расположены параллельно экстрафузальным мышечным волокнам. Каждое мышечное веретено состоит из соединительнотканной капсулы, включающей интрафузальные мышечные волокна.

Разделяют мышечные волокна с ядерной сумкой (ядра образуют тесное скопление в центре волокна) и ядерной цепочкой (ядра расположены в ряд в средней части волокна). Волокна с ядерной сумкой в два раза толще и длиннее волокон с ядерной цепочкой.

МЫШЕЧНЫЕ ВОЛОКНА
С ЯДЕРНОЙ ЦЕПОЧКОЙ

МЫШЕЧНЫЕ ВОЛОКНА
С ЯДЕРНОЙ СУМКОЙ

ЭФФЕРЕНТНЫЕ
А-ГАММА-
ВОЛОКНА

ЭФФЕРЕНТНЫЕ
А-ГАММА-
ВОЛОКНА

КАПСУЛА
ВЕРЕТЕНА

ИНТРАФУЗАЛЬНЫЕ
МЫШЕЧНЫЕ
ВОЛОКНА

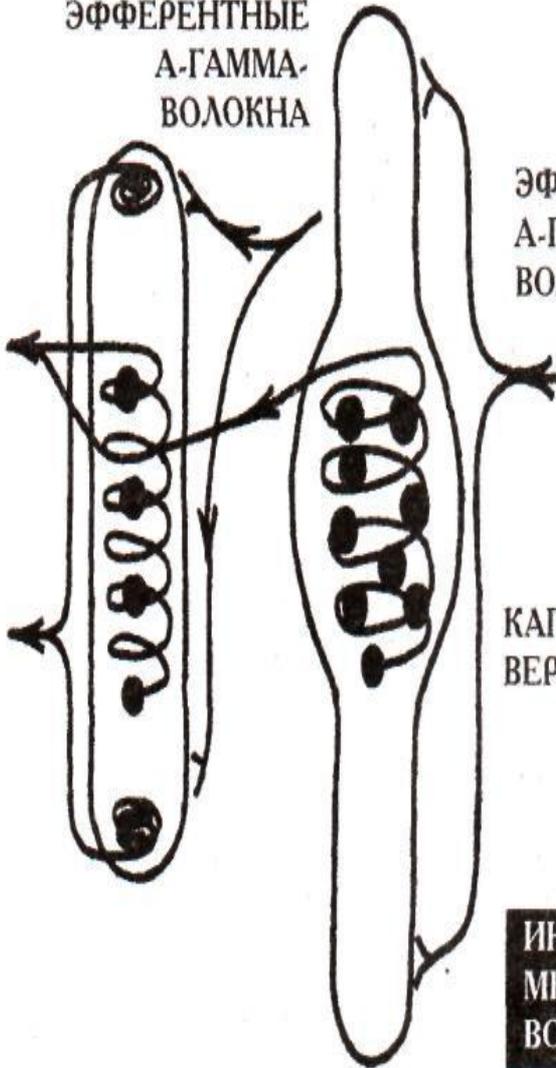
Чувствительные волокна афферентных нейронов обвиваются вокруг средней части интрафузального волокна, образуя аннулоспиральное окончание. Это - **первичные афференты**.

Интрафузальные окончания с ядерной цепочкой иннервируются и вторичными сенсорными окончаниями (**вторичные афференты**), расположенными на периферии волокна. Они могут иннервировать несколько интрафузальных волокон.

Афферентная импульсация от мышечных волокон с ядерной сумкой - пусковая в рефлексах поддержания длины скелетных мышц. Афферентная импульсация от мышечных волокон с ядерной цепочкой активирует нейронные группы, участвующие в обеспечении движения всей конечности.

Эфферентная иннервация интрафузальных волокон обеспечивается гамма-мотонейронами. Увеличение импульсации от них вызывает сокращение интрафузального волокна, раздражение

чувствительных окончаний интрафузальных волокон и мотонейронов



ПЕРВИЧНЫЕ
АФФЕРЕНТЫ

ВТОРИЧНЫЕ
АФФЕРЕНТЫ

Мышечные веретена - рецепторы растяжения. При растяжении мышцы, соответствующей длине покоя, частота ПД, идущих по афферентным волокнам, небольшая. При дальнейшем растяжении мышцы импульсация усиливается. Аналогичное увеличение афферентации может быть получено при неизменной длине мышц, но увеличении тонуса гамма-нейрона. Таким образом, **существуют два механизма, приводящих к возбуждению мышечных веретен: растяжение мышцы и сокращение интрафузального волокна.**

ТЕЛЬЦА ГОЛЬДЖИ

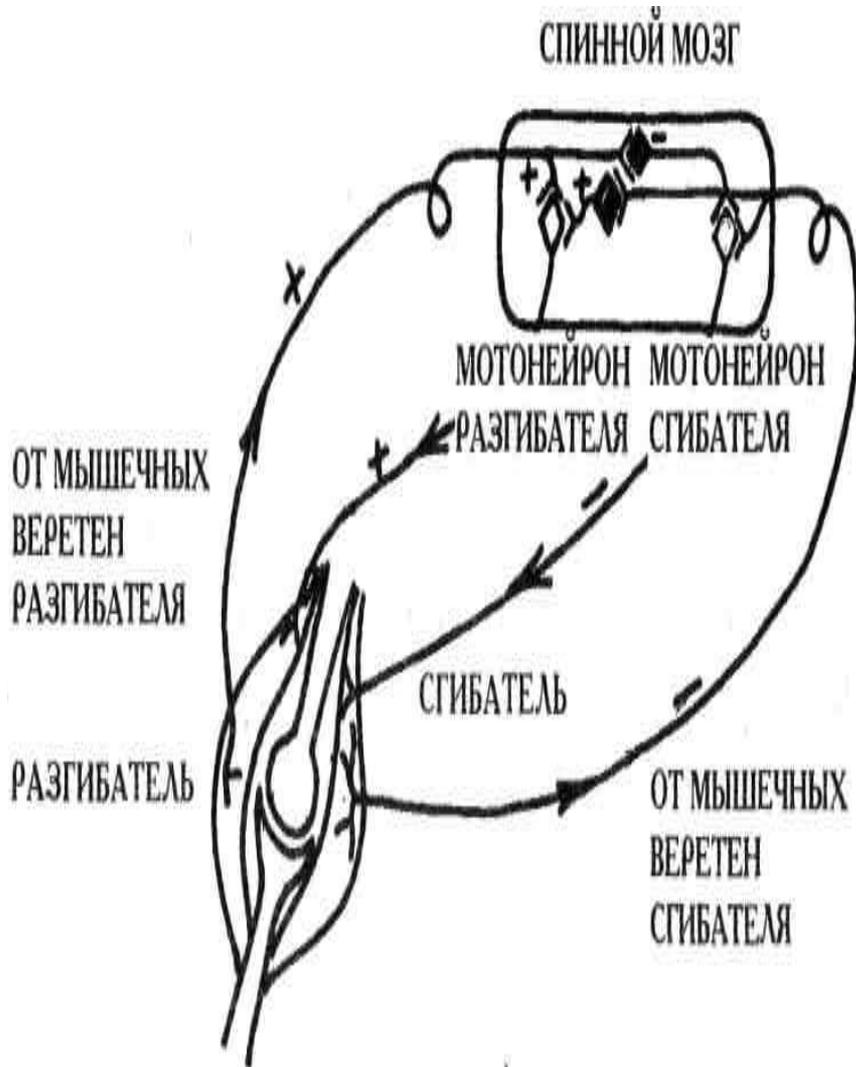
Образованы сухожильными нитями, отходящими от десяти экстрафузальных мышечных волокон и окруженными соединительнотканной капсулой.

К сухожильным тельцам Гольджи подходят миелинизированные толстые волокна, образующие чувствительные окончания вокруг сухожильных нитей. В отличие от мышечных веретен они расположены не параллельно экстрафузальным мышечным волокнам, а последовательно. Фоновая афферентация от телец Гольджи отсутствует. Она возникает только при увеличении напряжения мышцы.

Рефлексы поддержания длины скелетных

мышц.

Суть рефлекторное укорочение или расслабление скелетных мышц при увеличении или уменьшении афферентации от мышечных веретен.

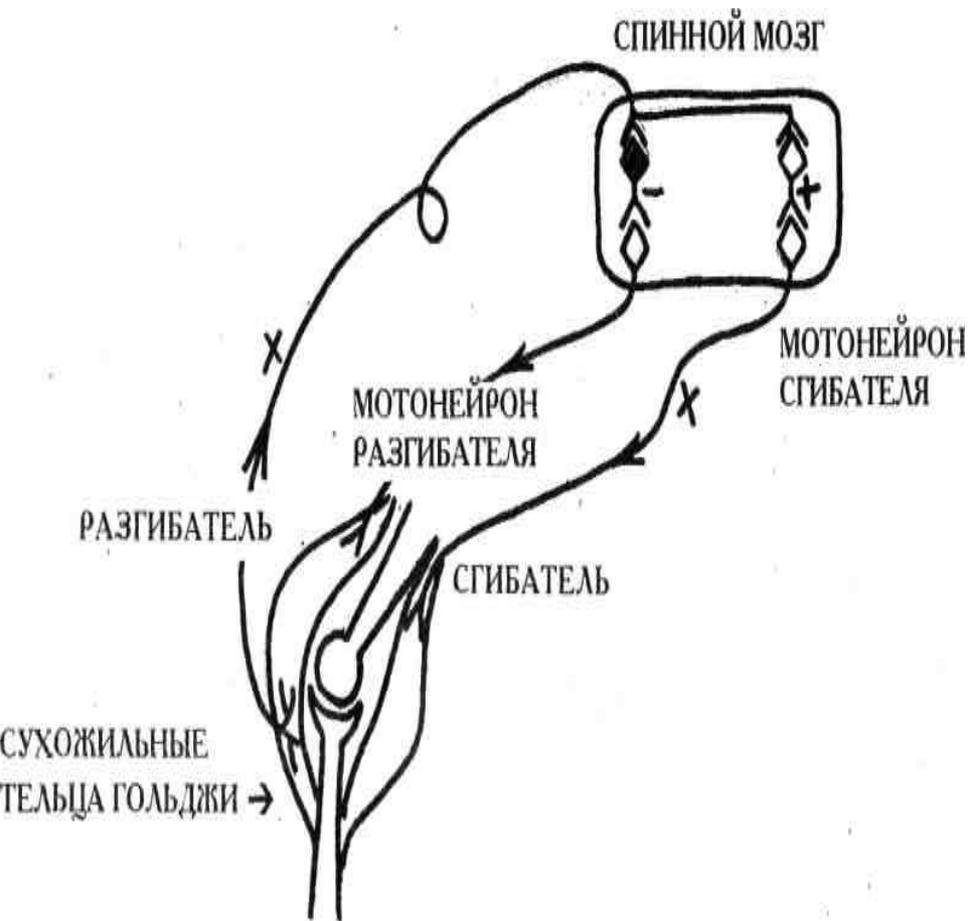


Эти рефлексы имеют большое значение для поддержания постоянного тонуса скелетных мышц, обеспечения сохранения позы (коленный рефлекс). Кратковременное растяжение мышц разгибателей увеличивает афферентацию от мышечных веретен, что приводит к увеличению возбуждения нейронов, иннервирующих эти мышцы. Происходит сокращение мышц и разгибание конечности. Одновременно через вставочные тормозные нейроны происходит реципрокное (сопряженное) торможение мышц-антагонистов.

В итоге 4 рефлекторные реакции:

- увеличение афферентации от разгибателя приводит к его возбуждению и сокращению,
- увеличение афферентации от разгибателя вызывает реципрокное торможение и расслабление сгибателя,
- в результате снижения афферентации от сгибателя происходит снижение его возбуждения,
- снижение афферентации от сгибателя уменьшает реципрокное торможения разгибателя.

Рефлексы ограничения напряжения скелетных мышц (тормозные сухожильные рефлексы)

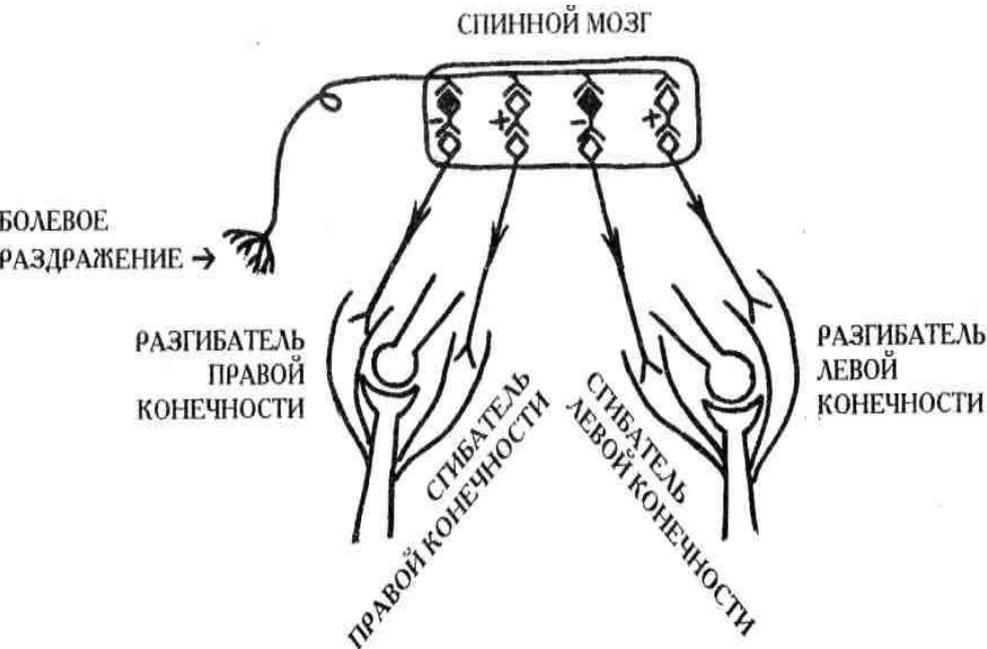


осуществляются при увеличении напряжения мышцы. Возрастающее механическое напряжение сухожилий является раздражителем для телец Гольджи. Возникающее возбуждение поступает в спинной мозг и через систему вставочных тормозных нейронов обеспечивает торможение ее мотонейронов с одновременной активацией посредством возбуждающих клеток мотонейронов мышц-антагонистов. Это-зеркальное отражение по отношению к рефлексам поддержания длины мышц.

Тормозные сухожильные рефлексy, в отличие от рефлексов поддержания длины скелетных мышц, адресуются не одной мышце, а группе мышц-антагонистов, являются полисинаптическими.

Таким образом, **в регуляции деятельности каждой мышцы участвуют две системы обратной связи: система регуляции длины и система регуляции напряжения.**

Полисинатические двигательные рефлексы



осуществляются при раздражении кожных рецепторов, рецепторов суставов, рецепторов давления и боли **скелетных мышц** (оборонительный сгибательный рефлекс - рефлекторное увеличение в ответ на болевое раздражение тонуса мышц-сгибателей при одновременном уменьшении тонуса мышц-разгибателей одной конечности).

Одновременно с осуществлением этого рефлекса та же нейронная цепь участвует в обеспечении **перекрестного разгибательного рефлекса**.

Болевое раздражение приводит к осуществлению 4 рефлекторных реакций:

- активация сгибателя конечности,
- торможение разгибателя конечности,
- активация разгибателя противоположной конечности,
- торможение сгибателя противоположной конечности.

Эти рефлексы являются внутрисегментарными (реализуются в пределах одного сегмента спинного мозга).

Межсегментарные двигательные системы обеспечиваются проприоспинальными вставочными нейронами. Они составляют основную часть нейронов спинного мозга.

Обеспечивают координированную деятельность нейронных ансамблей регуляции верхних и нижних конечностей. Эти рефлексы запускаются вторичными афферентами мышечных веретен с ядерной цепочкой, раздражением

Двигательные системы **ствола**

МОЗГ

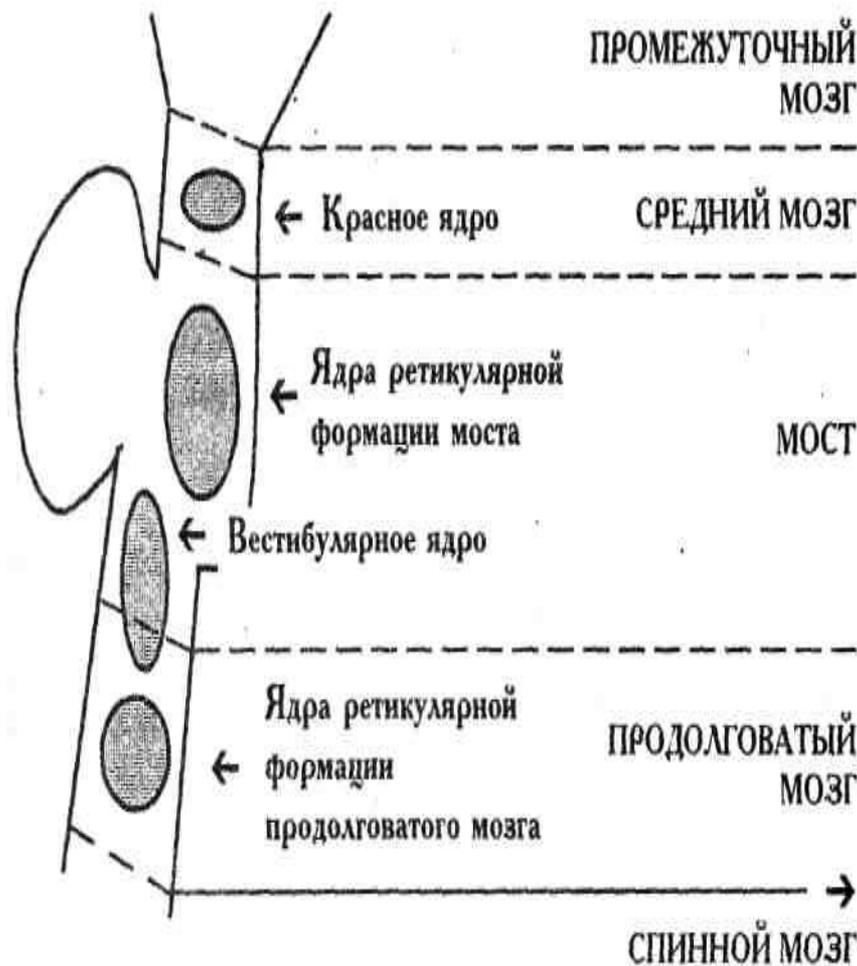
Обеспечивают более высокий уровень регуляции движений, относятся к структурам непосредственного действия. Их деятельность состоит не только в реализации программ действия, запускаемых высшими двигательными центрами. Для них характерны собственные сложные рефлекс координации тонуса разных групп скелетных мышц. т.е. структуры ствола мозга участвуют в регуляции позы и разнообразных двигательных актов.

Стволовые центры движения:

красное ядро, вестибулярное ядро (ядро Дейтерса), ядра ретикулярной формации моста и продолговатого мозга.

Ядра ствола мозга через проводниковые пути регулируют тонус антагонистических групп мышц.

- **Красное ядро** образует нисходящий руброспинальный тракт, активирует альфа- и гамма-нейроны сгибателей, тормозит разгибатели.
- **Ядро Дейтерса** образует вестибулоспинальный тракт, возбуждает альфа- и гамма-нейроны разгибателей.
- **Ретикулярная формация моста** активирует альфа- и гамма-нейроны разгибателей, тормозит сгибатели.
- **Ретикулярная формация продолговатого мозга** активирует альфа- и гамма-мотонейроны сгибателей, тормозит

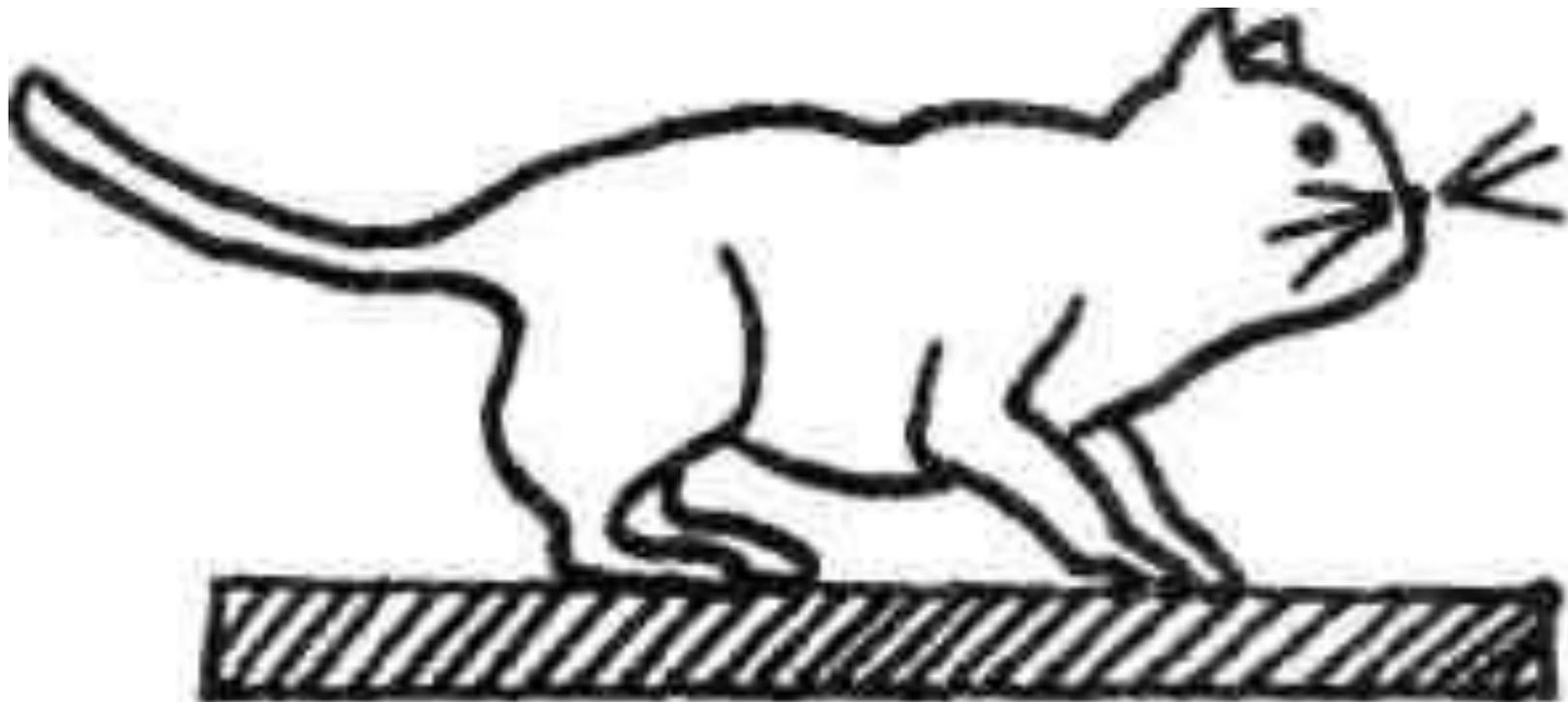


Децеребрационная ригидность

демонстрирует роль стволовых центров в регуляции тонуса и позы. **Она возникает при перерезке ЦНС ниже красного ядра.** Состоит в увеличении тонуса разгибателей, что проявляется в характерной позе животного.

Это явление объясняется преобладанием тонического влияния ядра Дейтерса на мотонейроны разгибателей. Доказательством служит устранение ригидности после перерезки ЦНС ниже продолговатого мозга. В возникновении децеребрационной ригидности существенное значение имеет гамма-петля, так как деафферентация конечности устраняет ее.

КОШКА ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ЦНС НИЖЕ
КРАСНОГО ЯДРА



Тонические рефлексы ствола мозга

статические

статокинетические

- **Познотонические рефлексы**

обеспечиваются преимущественно бульварным отделом. Связаны с определенным перераспределением тонуса сгибателей и разгибателей в процессе поддержания позы. Для осуществления этой группы рефлексов важна афферентация от скелетных мышц.

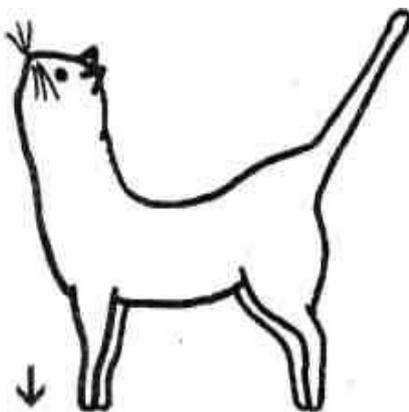
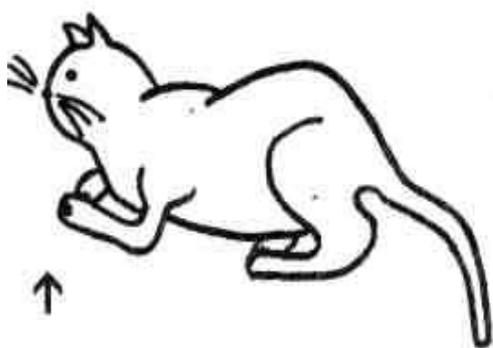
- **Установочные рефлексы**

замыкаются на уровне среднего мозга. Они более сложные и состоят в динамическом перераспределении тонуса мышц-антагонистов в процессе принятия позы. Их осуществление очень затруднено при отсутствии или нарушении афферентной импульсации от рецепторов вестибулярного аппарата, проприорецепторов, экстерорецепторов кожи.

Последовательность цепных рефлекторных реакций установочного рефлекса :

- раздражение рецепторов вестибулярного аппарата,
- поворот головы теменем вверх,
- раздражение проприорецепторов шеи,
- поворот туловища,
- раздражение экстерорецепторов туловища
- принятие удобной для животного позы.

Статокинетические рефлексy



возникают при линейном или угловом ускорении. Это наиболее сложные рефлексy ствола мозга. Они осуществляются при участии всех его структур.

Двигательные рефлексy ствола мозга обеспечивают согласованную работу многих групп мышц в процессе поддержания позы, ее изменения. Эти рефлексy обязательно используются при сложных двигательных актах (ходьба) благодаря связям ствола мозга с мозжечком и базальными ганглиями.

Стволовые центры являются высшими подкорковыми центрами обеспечения непосредственного действия.

Сложные же двигательные акты связаны с реализацией программ действия, заложенных на уровне высших двигательных центров.

Мозжечок в обеспечении двигательной

активности

- Не является ни сенсорным, ни моторным, ни интегративным образованием ЦНС в рефлекторном смысле. Анатомически мозжечок состоит из червя и двух полушарий. В коре различают три слоя:
 - поверхностный, или молекулярный,
 - слой клеток Пуркинье,
 - гранулярный слой.

В белом веществе находятся ядра мозжечка.

Афферентные связи мозжечка можно разделить на три категории:

- пути от вестибулярных нервов и их ядер,
- соматосенсорные пути от спинного мозга,
- нисходящие пути от коры головного мозга.

Эфферентные связи адресуются через таламус двигательной коре, а также подкорковым двигательным центрам.

Таким образом, мозжечок получает **входящую информацию от моторных зон ЦНС, информацию о состоянии двигательной системы (от проприорецепторов), вестибулярного аппарата, экстеро- и интерорецепторов.**

В мозжечке **выходящая из моторных зон информация приводится в соответствие с положением тела в пространстве и состоянием опорно-двигательного аппарата.** Выходящая из мозжечка информация адресуется к коре и подкорковым двигательным центрам, обеспечивает их подстройку с целью исправления двигательных актов в процессе их выполнения.

ПОСЛЕДСТВИЯ УДАЛЕНИЯ МОЗЖЕЧКА

Фаза раздражения. Длится несколько суток. Причиной является отек тканей, раздражение мозга, кровоизлияния. Проявляется в двигательном параличе.

Фаза выпадения функций. Длится до нескольких лет. Характеризуется нарушением координированности, пластичности, точности движений. Сопровождается потерей способности к выполнению сложных двигательных актов (катание на коньках и т. д.).

На этой стадии проявляются следующие симптомы:

- **атония** — снижение тонуса скелетных мышц,
- **астения** — повышенная утомляемость при выполнении движений,
- **астазия** — нарушение способности к слитному тетаническому сокращению (качание головы, туловища, конечностей),
- **атаксия** — нарушение точности и координированности движений (больной не может правильно выполнить пальценосовую пробу),
- **адиадохокинез** — расстройства при работе антагонистических групп мышц (невозможным становится быстрое сгибание и разгибание пальцев),
- **деэквilibрация** — нарушение равновесия (выявляется проведением пробы Ронберга, с помощью которой обнаруживается способность удерживать равновесие при закрытых глазах, когда ноги поставлены пятками вместе, а руки вытянуты вперед).

На этой стадии характерен **тремор**

действия.

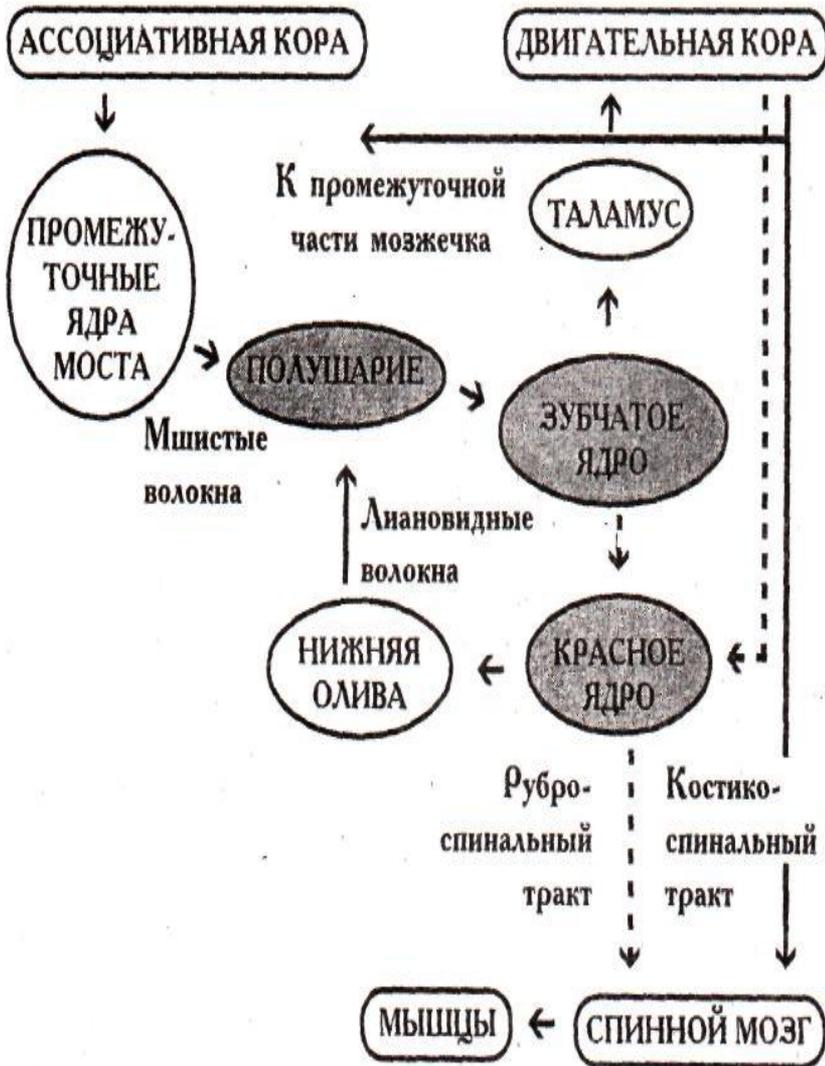
Фаза компенсации. Наступает через 3—5 лет и состоит в постепенном исчезновении симптомов мозжечковой недостаточности. Декортикация устраняет эту стадию.

ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ МОЗЖЕЧКА



А. Регуляция позы, мышечного тонуса, равновесия, поддерживающих движений.

За ее выполнение отвечает червь мозжечка, который, получая импульсы от соматосенсорной системы, регулирует стволые центры, отвечающие за поддержание тонуса скелетных мышц и позы (ядра Дейтерса и ретикулярной формации продолговатого мозга).



С. Обеспечение высококоординированных быстрых движений.

Программная функция. Обеспечивается полушариями мозжечка. На их уровне информация о замысле действия, поступающая от ассоциативных зон коры, активизирует нейронные цепи, хранящие информацию о программах действия. Программы адресуются через двигательное ядро таламуса к двигательной коре и стволовым центрам тонического обеспечения движений. Эта функция компенсируется в последнюю очередь.

Таким образом, мозжечок не только модулирует уже начатые двигательные акты, но и обеспечивает создание и хранение индивидуальных программ быстрых, высококоординированных движений.

К стриопаллидарной системе (система базальных ганглиев) относятся структуры мозга:

***полосатое тело (стриатум),
бледный шар (паллидум),
черная субстанция,
субталамическое ядро,
миндалина.***

- Функционально базальные ганглии синергичны мозжечку. Эти функционально равнозначные центры обеспечивают разные двигательные программы. Мозжечок — быстрых движений, базальные ганглии — медленных. Программы базальных ганглиев генетически закрепленные, а мозжечка — приобретенные. Различия в выполняемой функции находят отражение в последствиях поражений этих структур. Удаление мозжечка вызывает тремор действия, разрушение базальных ганглиев — тремор покоя. Удаление мозжечка приводит к атонии мышц, поражение базальных ганглиев вызывает их гипертонус.***
- Афференты стриатума идут от всех областей коры, таламуса, черной субстанции. Его эфференты адресуются черной субстанции, бледному шару и в конечном итоге через таламус в двигательную кору. При этом корковый замысел действия превращается в конкретную программу, которая реализуется действием посредством активации двигательной коры и стволовых центров.***

Двигательная кора в обеспечении моторного действия

действия

Функционально является низшим звеном организации программы действия и высшим уровнем ее реализации непосредственно в действие.

В строении двигательной коры прослеживаются две закономерности.

- **Соматотопическая организация** предполагает определенную проекцию определенных движений на прецентральную извилину. Площадь этих проекций пропорциональна сложности выполняемых движений, но не пропорциям тела (площадь представительства языка соразмерна представительству туловища).
- **Множественность представительства** состоит в том, что в коре, кроме прецентральной извилины (первичной двигательной зоны MI), существует вторичная моторная зона, расположенная в межполушарной щели (MII). Соматосенсорные зоны SI и SII также имеют двигательные проекции. Таким образом, можно говорить о существовании **4 двигательных областей коры MI, MII, SI, SII**. Их значимость убывает от MI до SII.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ двигательной коры в обеспечении моторного действия

Эфферентные пути образованы аксонами гигантских пирамидных клеток Беца. Эти нейроны образуют функциональные кортикальные колонки диаметром около 1 мм, расположенные перпендикулярно поверхности коры. В них представлены определенные движения. Морфологические двигательные колонки имеют меньший диаметр (около 80 мкм). В них представлены определенные группы мышц.

В двигательной коре представлены не отдельные группы мышц, а определенные движения. При этом корковое представительство скелетных мышц сохраняется, но становится множественным. Одна и та же группа мышц может быть представлена в разных колонках и участвовать в разных движениях.

Эфферентные связи моторной коры обеспечиваются **кортикоспинальным трактом**, который состоит из аксонов нейронов двигательной коры, образующих моносинаптические контакты на спинальных мотонейронах. В его составе идут и эфференты к черепномозговым нервам (**кортикобульбарный тракт**). 90% волокон кортикоспинального тракта образуют перекрест в области пирамид и образуют **латеральный кортикоспинальный тракт**. Эти тракты образуют **пирамидные пути**, а система связей двигательной коры с мотонейронами спинного мозга называется **пирамидной системой**. Спускаясь к спинному мозгу, пирамидные пути дают коллатерали к таламусу, красному ядру, мосту, мозжечку, ретикулярной формации продолговатого мозга. Функционально пирамидная система обеспечивает целенаправленные двигательные акты, считающиеся произвольными.

От двигательной коры идут проводниковые пути к подкорковым двигательным центрам — красному ядру, ретикулярной формации моста и продолговатого мозга (**кортикорульбарные тракты, руброспинальные пути, кортикоретикулярные пути, ретикулоспинальные тракты**). Вместе они образуют **экстрапирамидные пути**, а система связей двигательной коры с подкорковыми ядрами — **экстрапирамидную систему**. Функция экстрапирамидной системы состоит в усилении, генерации или ослаблении тонических рефлексов туловища и конечностей, необходимых для обеспечения целенаправленного действия. Движения, связанные с активацией экстрапирамидной системы, считаются произвольными.

Побуждение и замысел действия

- **Реализуются на уровне мотивационных зон коры и подкорки, ассоциативных зон коры.**
Формирование побуждения и замысла действия имеет скорее логическое, чем электрофизиологическое объяснение.
Протекает по логической схеме: **мотивация — возбуждение ассоциативных зон коры — запуск программ действия.**
В процессе подготовки движений возникает генерализованный потенциал готовности, который при действии меняется на быстрый потенциал.

