

Участие мозжечка и базальных ядер в регуляции двигательных функций

Помимо областей коры полушарий большого мозга, стимулирующих мышечные сокращения, для нормальной двигательной функции важны также две другие структуры головного мозга: *мозжечок и базальные ядра*. Однако ни одна из этих структур не может регулировать движения самостоятельно, *они всегда функционируют в тесной связи с другими системами двигательного контроля*.

Мозжечок играет главную роль в синхронизации двигательных функций и обеспечении быстрого и плавного перехода от одного мышечного движения к следующему. Мозжечок также помогает регулировать интенсивность мышечных сокращений при изменении нагрузки и контролирует текущее взаимодействие между группами мышц-агонистов и мышц-антагонистов.

Базальные ядра помогают планировать и осуществлять сложные двигательные программы, регулируя относительную интенсивность и направление отдельных движений, а также обеспечивая согласование множества последовательных и параллельных движений для выполнения специфических двигательных программ.

В этой главе изложены основные механизмы функции мозжечка и базальных ядер и рассмотрены общие мозговые механизмы, лежащие в основе сложной координации совокупной двигательной активности.

МОЗЖЕЧОК И ЕГО ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ

Мозжечок (рис. 57–1, 57–2) долго называли *немой зоной* головного мозга в основном потому, что электрическое раздражение мозжечка не вызывает каких-либо осознанных ощущений и редко вызывает какую-либо мышечную активность. Однако удаление мозжечка приводит к резко-

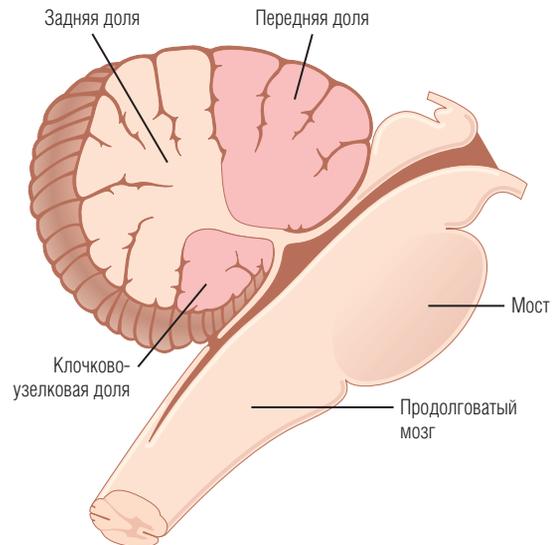


Рис. 57–1

Анатомическое деление мозжечка на доли (вид сбоку)

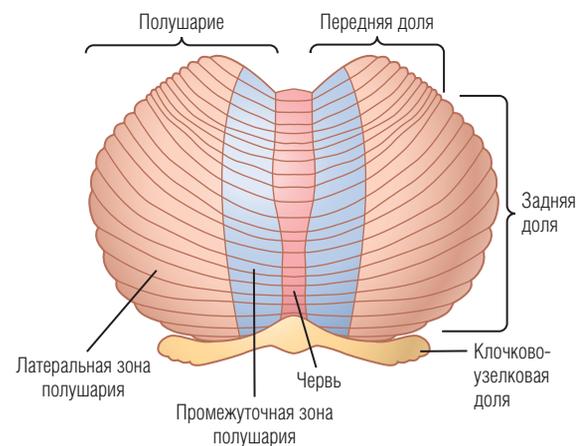


Рис. 57–2

Деление мозжечка человека на функциональные зоны (вид сверху и снизу). Нижняя часть задней доли мозжечка вывернута для ее визуализации

му нарушению движений тела. Особенно важен мозжечок во время выполнения быстрых движений, например при беге, печатании на клавиатуре компьютера, игре на пианино и даже при разговоре. Утрата этой области головного мозга может вызвать почти полную потерю координации движений и в случае отсутствия паралича мышц.

Почему же мозжечок так важен, если он не имеет возможности непосредственно вызывать мышечные сокращения? Дело в том, что мозжечок обеспечивает последовательность движений, а также контролирует и корректирует двигательную активность организма, чтобы она соответствовала управляющим сигналам моторной зоны и других отделов мозга.

Мозжечок постоянно получает обновленную информацию о желательной последовательности мышечных сокращений от областей головного мозга, контролирующих движения. Мозжечок также получает постоянную сенсорную информацию от периферических частей тела о последовательных изменениях состояния каждой части тела и ее положении, скорости движения, силах, действующих на нее, и т.д. На основании сенсорной информации, полученной с периферии по механизму обратной связи, мозжечок имеет возможность *сравнивать* реальные движения с движениями, запланированными системой двигательного контроля. Если между реальностью и планом соответствия нет, к системе двигательного контроля сразу передаются подсознательные корректирующие сигналы для того, чтобы увеличить или уменьшить уровень активации определенных мышц.

Кроме того, мозжечок помогает коре полушарий большого мозга планировать следующее движение заранее, за долю секунды до его начала, когда еще выполняется текущее движение, что способствует плавному переходу от одного движения к следующему.

Мозжечок также умеет «учиться» на своих ошибках: если движение не выполняется так, как было запланировано, нейрональный контур мозжечка «обучается» усиливать или ослаблять данное движение в следующий раз. Такая возможность обусловлена изменениями возбудимости соответствующих нейронов мозжечка, что позволяет последующим мышечным сокращениям лучше соответствовать запланированным движениям.

АНАТОМИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЗОНЫ МОЗЖЕЧКА

Как показано на **рис. 57–1, 57–2**, анатомически две глубокие щели делят мозжечок на 3 доли: (1) *переднюю*; (2) *заднюю*; (3) *клочково-узелковую (флоккулонодулярную)*. Клочково-узелковая доля является старейшей частью мозжечка; она развивается

(и функционирует) совместно с вестибулярной системой для регуляции равновесия тела (**см. главу 56**).

Продольная организация передней и задней долей мозжечка. С функциональной точки зрения передняя и задняя доли имеют не поперечную, а продольную организацию (**см. рис. 57–2**). Центром мозжечка считают узкую полоску, отделенную от остального мозжечка неглубокими желобками и называемую *червем мозжечка*. В данной области локализуется большинство мозжечковых функций, связанных с регуляцией движений мышц *оси тела, шеи, плечевого пояса и бедер*.

С каждой стороны червя мозжечка расположены большие, распространяющиеся латерально *полушария мозжечка*, каждое из которых имеет *промежуточную зону и латеральную зону*.

Промежуточная зона полушария мозжечка участвует в регуляции мышечных сокращений в дистальных частях верхних и нижних конечностей, особенно кистей и пальцев рук, стоп и пальцев ног.

Латеральная зона полушария мозжечка действует совсем на другом, гораздо более отдаленном уровне, поскольку функционирует в тесной связи с корой полушарий большого мозга при общем планировании последовательных движений. Без латеральной зоны полушария мозжечка большинство изолированных движений тела теряют присущую им синхронность и упорядоченность и становятся раскоординированными (**см. далее**).

Топографическое представительство тела в черве мозжечка и в промежуточных зонах полушарий мозжечка. Червь и промежуточные зоны полушарий мозжечка так же, как соматосенсорная и моторная зоны, базальные ядра, красное ядро и ретикулярная формация, имеют топографическое представительство разных частей тела. На **рис. 57–3** показаны два таких представительства. Обратите внимание, что осевые части тела лежат в черве мозжечка, тогда как области конечностей и лица — в

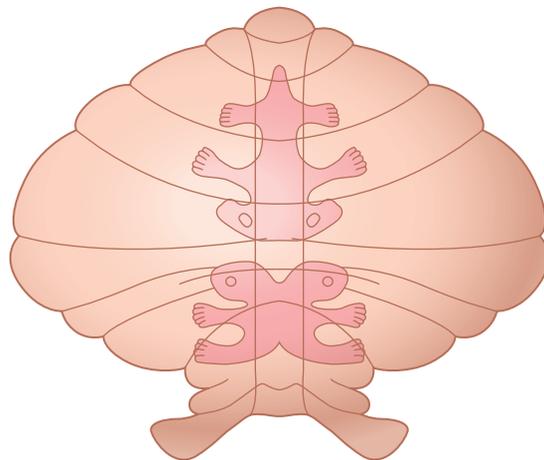


Рис. 57–3

Проекционные соматосенсорные области в коре мозжечка

промежуточных зонах полушарий мозжечка. Данные топографические представительства получают сигналы от соответствующих частей тела и областей моторной зоны и ствола мозга и посылают двигательные сигналы назад к тем же топографическим областям моторной зоны, красного ядра и ретикулярной формации ствола мозга.

Латеральные зоны полушарий мозжечка *не имеют* топографического представительства тела. Эти зоны мозжечка получают входящие сигналы в основном от коры полушарий большого мозга, особенно от премоторной области лобной доли, ассоциативной соматосенсорной области и сенсорных ассоциативных зон теменной доли.

Подобное взаимодействие с корой полушарий большого мозга позволяет латеральным зонам полушарий мозжечка играть важную роль в планировании и координации *быстрых последовательных движений* тела, которые осуществляются одно за другим в пределах долей секунды.

НЕЙРОНАЛЬНЫЕ КОНТУРЫ МОЗЖЕЧКА

Кора мозжечка человека представляет собой большой (примерно 17 см в ширину и 120 см в длину) пласт с поперечно расположенными складками (см. **рис. 57–2, 57–3**), называемыми *листочками*. В глубине под складчатой массой коры мозжечка лежат *глубокие ядра мозжечка*.

Пути передачи сигналов к мозжечку

Афферентные пути от других регионов головного мозга. Основные пути, входящие в мозжечок, показаны на **рис. 57–4**. Важным входом является кортикостомозжечковый тракт, начинающийся в *моторной зоне и премоторной области*, а также в *соматосенсорной зоне коры полушарий большого мозга*. Он проходит через *ядра моста* и по *мостомозжечковому тракту*, заканчиваясь в основном

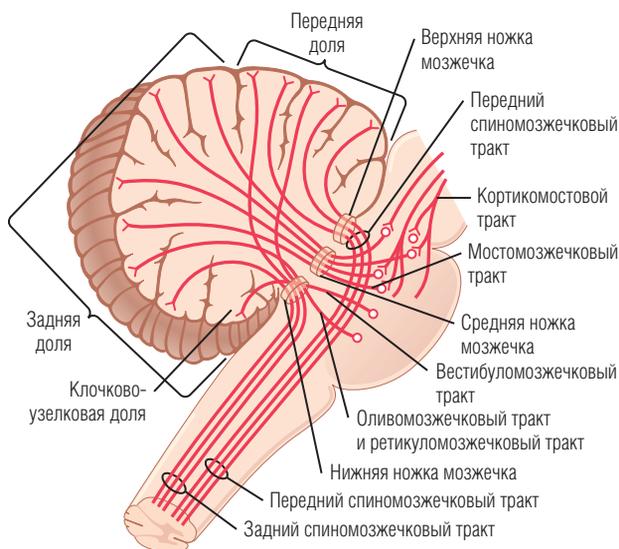


Рис. 57–4

Главные афферентные пути, несущие сигналы к мозжечку

в латеральных зонах полушарий мозжечка с противоположной стороны по отношению к перечисленным регионам головного мозга.

Кроме того, из каждой половины ствола мозга идут важные афферентные пути: (1) обширный *оливомозжечковый тракт*, волокна которого направляются ко всем частям мозжечка от нейронов нижней оливы. Эти нейроны возбуждаются сигналами, которые поступают в оливу от *моторной зоны, базальных ядер, обширных областей ретикулярной формации и спинного мозга*; (2) *вестибуломозжечковые волокна*, одни из которых идут от вестибулярного аппарата, другие — от вестибулярных ядер ствола мозга; почти все волокна заканчиваются в *клочково-узелковой доле и ядре шатра мозжечка*; (3) *ретикуломозжечковые волокна*, исходящие из разных частей ретикулярной формации ствола мозга и заканчивающиеся в областях мозжечка, расположенных по его средней линии (главным образом в черве мозжечка).

Афферентные пути с периферии. Мозжечок также получает важные сенсорные сигналы непосредственно от периферических частей тела, главным образом по четырем путям, идущим вдоль каждой стороны спинного мозга. Два из них локализируются в спинном мозге сзади, а другие два — спереди.

Наиболее важные пути показаны на **рис. 57–5**: *задний (дорсальный) спинномозжечковый* и *передний*

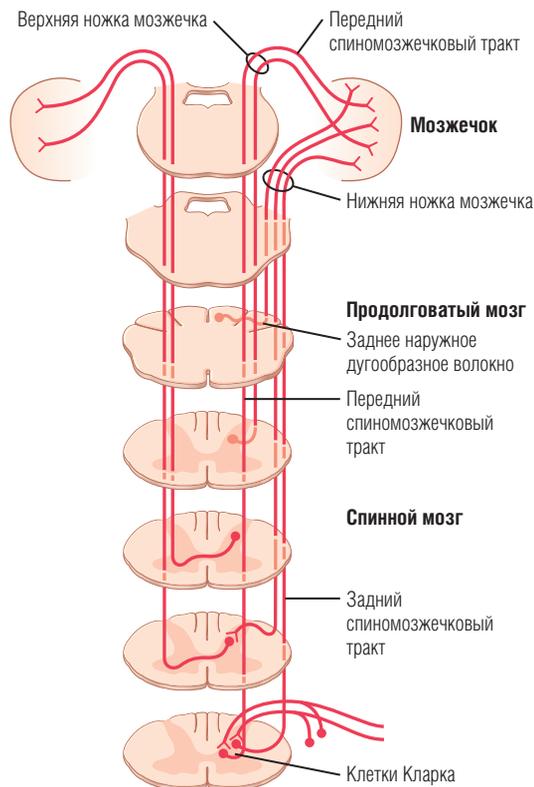


Рис. 57–5

Спинномозжечковые тракты

(*вентральный*) *спинномозжечковый*. Задний спинномозжечковый тракт входит в мозжечок через его нижнюю ножку и заканчивается в черве и промежуточных зонах полушарий мозжечка на той же стороне, откуда вышел. Передний спинномозжечковый тракт входит в мозжечок через его верхнюю ножку, но заканчивается в обеих сторонах мозжечка.

Сигналы, передаваемые по задним спинномозжечковым трактам, идут в основном от мышечных веретен и в меньшей степени — от других соматических рецепторов всего тела, например от сухожильных органов Гольджи, крупных тактильных рецепторов кожи и суставных рецепторов. Все эти сигналы информируют мозжечок о следующих аспектах: (1) мышечном сокращении; (2) степени напряжения мышечных сухожилий; (3) положении и скорости движения частей тела; (4) силах, действующих на поверхность тела.

Передние спинномозжечковые тракты получают гораздо меньше информации от периферических рецепторов и возбуждаются в основном моторными сигналами, входящими в передние рога спинного мозга, от: (1) головного мозга по кортикоспинальным и руброспинальным трактам; (2) внутренних генераторов движений спинного мозга. Таким образом, волокна переднего спинномозжечкового тракта сообщают мозжечку, какие двигательные команды поступили к передним рогам спинного мозга; эту обратную связь называют *эфферентной копией* двигательного возбуждения передних рогов.

Спинномозжечковые тракты могут проводить импульсы со скоростью до 120 м/сек, что является самым быстрым проведением в нервной системе. Такая скорость важна для мгновенного оповещения мозжечка обо всех изменениях мышечной деятельности на периферии.

Дополнительно к сигналам, передаваемым по спинномозжечковым трактам, сигналы с периферии тела передаются в мозжечок через задние столбы спинного мозга к ядрам задних столбов продолговатого мозга, а потом идут к мозжечку. Кроме того, сигналы передаются вверх в спинном мозге по *спиноретикулярному тракту* к ретикулярной формации ствола мозга, а также по *спинооливарному тракту* к ядру нижней оливы. От этих областей сигналы направляются к мозжечку. Таким образом, мозжечок постоянно собирает информацию о движениях и положении всех частей тела, хотя функционирует он на подсознательном уровне.

Пути передачи сигналов от мозжечка

Глубокие ядра мозжечка и их эфферентные пути. В глубине массы мозжечка с каждой его стороны есть 3 *глубоких ядра*: *зубчатое*, *вставочное* (*промежуточное*) и *ядро шатра*. (*Вестибулярные ядра* продолговатого мозга из-за их прямых связей с корой клочково-узелковой доли в определенном смысле функционируют так же, как и глубокие ядра мозжечка.) Все глубокие ядра мозжечка получают сигналы из двух источников: (1) коры мозжечка; (2) мощных сенсорных путей, несущих сигналы к мозжечку.

Каждый раз при входе в мозжечок сигнал разделяется и идет в двух направлениях: (1) непосредственно к одному из глубоких ядер мозжечка; (2) к соответствующей области коры мозжечка, лежащей над этим ядром. Затем через долю секунды кора мозжечка посылает *тормозной* сигнал к глубокому ядру мозжечка. Таким образом, все сигналы, входящие в мозжечок, влияют на глубокие ядра мозжечка, сначала — как возбуждающие, через долю секунды — как тормозные. Сигналы, возникающие в глубоких ядрах мозжечка, выходят из мозжечка и распространяются к другим частям мозга.

На **рис. 57–6** показан общий план основных путей, выходящих из мозжечка.

1. Путь, который начинается в *структурах средней линии мозжечка* (в *черве мозжечка*) и через *ядро шатра* проходит к регионам продолговатого мозга и моста. Этот контур функционирует в тесной связи с вестибулярным аппаратом и вестибулярными ядрами ствола мозга с целью регуляции равновесия (*см. главу 56*). Он также связан с ретикулярной формацией ствола мозга, участвуя в регуляции позы.
2. Путь, который начинается (1) в промежуточной зоне полушарий мозжечка, идет (2) через вставочное ядро мозжечка (3) к вентролатеральным и передним вентральным ядрам таламуса, потом (4) к коре полушарий большого мозга, (5) некоторым структурам по средней линии таламуса, затем (6) к базальным ядрам, (7) красному ядру и ретикулярной формации верхней части ствола мозга. Такой сложный контур помогает координировать в основном реципрокные сокращения мышц агонистов и антагонистов в периферических частях конечностей, особенно в кистях и пальцах рук, в т.ч. больших пальцах.
3. Путь, который начинается в латеральной зоне полушарий мозжечка, идет через зубчатое ядро

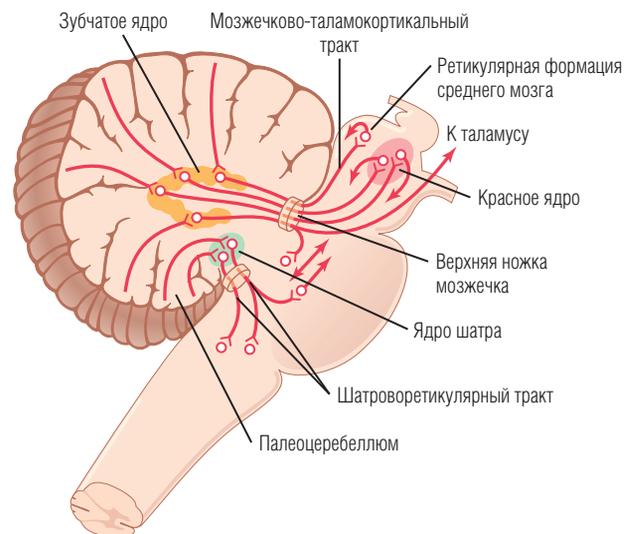


Рис. 57–6

Главные эфферентные тракты, несущие сигналы от мозжечка

к вентролатеральным и передним вентральным ядрам таламуса, а затем — к коре полушарий большого мозга. Этот путь играет важную роль в координации последовательных двигательных программ, инициируемых корой полушарий большого мозга.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЕДИНИЦА КОРЫ МОЗЖЕЧКА

Мозжечок имеет около 30 млн почти идентичных функциональных единиц, одна из которых показана слева на **рис. 57–7**. В центре функциональной единицы — одиночная, очень большая *клетка Пуркинью* и соответствующая ей *клетка глубокого ядра*. Вверху справа показаны три слоя коры мозжечка: *молекулярный слой*, *слой клеток Пуркинью* и *слой зернистых клеток*. Под этими слоями в центральном отделе мозжечка лежат *глубокие ядра мозжечка*, которые посылают сигналы к другим частям нервной системы.

Нейрональный контур функциональной единицы. На **рис. 57–7** слева показан нейрональный контур функциональной единицы, который с незначительными вариациями повторяется 30 млн раз в мозжечке. Выходом из функциональной единицы является аксон *клетки глубокого ядра*. Эта клетка постоянно находится под возбуждающими и тормозными влияниями. Возбуждающее влияние является результатом прямых связей с афферентными волокнами, которые входят в мозжечок из головного мозга или с периферии. Тормозное влияние полностью связано с клеткой Пуркинью.

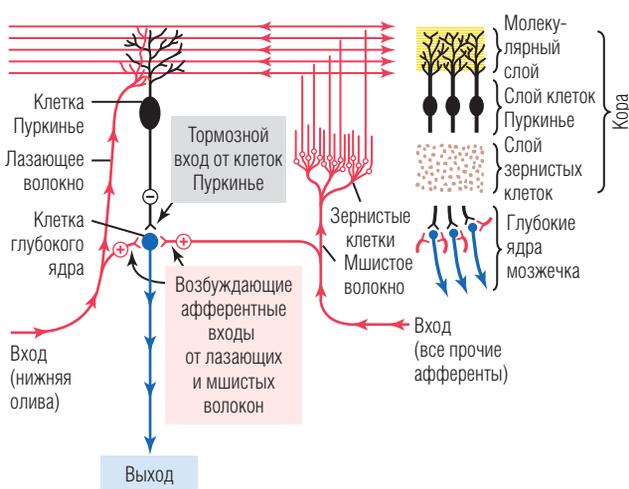


Рис. 57–7

Клетки глубоких ядер имеют возбуждающие и тормозные входы. Слева показан главный нейрональный контур мозжечка, в котором возбуждающие нейроны обозначены красным цветом, клетка Пуркинью (тормозной нейрон) — черным цветом. Справа показана анатомическая связь глубоких ядер мозжечка и коры мозжечка с ее тремя слоями

Афферентные входы в мозжечок представлены главным образом волокнами двух типов, одни из которых называют *лазающими волокнами*, а другие — *мшистыми волокнами*.

Все лазящие волокна исходят из нижних олив продолговатого мозга. Одно лазящее волокно иннервирует 5–10 клеток Пуркинью. Отправив ветви к нескольким клеткам глубокого ядра, лазящее волокно продолжает путь к наружным слоям коры мозжечка, где формирует примерно 300 синапсов на соме и дендритах каждой клетки Пуркинью. Отличительным признаком лазящего волокна является то, что его одиночный импульс всегда вызывает в клетке Пуркинью, с которой волокно связано, одиночный длительный (до 1 сек) потенциал действия особого типа, называемый *сложным спайком*. Он состоит из мощного *первичного спайка*, вслед за которым возникают постепенно ослабевающие *вторичные спайки*.

Все другие волокна, входящие в мозжечок от многих источников (от высших уровней головного мозга, ствола мозга и спинного мозга), относятся к *мшистым волокнам*. Мшистые волокна, как и лазящие волокна, посылают коллатерали для возбуждения клеток глубоких ядер. Затем мшистые волокна отправляются к слою зернистых клеток, где формируют синаптические связи с сотнями и тысячами *зернистых клеток*.

Зернистые клетки, в свою очередь, посылают чрезвычайно тонкие аксоны (менее 1 мкм в диаметре) вверх к молекулярному слою на наружной поверхности коры мозжечка. Здесь аксоны делятся на две ветви, которые распространяются на 1–2 мм в каждом направлении, параллельно складкам. *Параллельных нервных волокон* существует несколько миллионов, поскольку на каждую клетку Пуркинью приходится примерно от 500 до 1000 зернистых клеток. Сюда же в молекулярный слой проецируются дендриты клеток Пуркинью, и 80 000–200 000 параллельных нервных волокон синаптически связываются с каждой клеткой Пуркинью.

Влияние мшистых волокон на клетки Пуркинью принципиально отличается от влияния лазящих волокон, т.к. синаптические связи мшистых волокон слабые, и, чтобы возбудить клетку Пуркинью, должно одновременно стимулироваться большое количество мшистых волокон. Более того, возбуждение обычно имеет форму значительно более слабого и кратковременного потенциала действия клетки Пуркинью, называемого *простым спайком*, вместо длительного сложного потенциала, вызываемого входом лазящих волокон.

Клетки Пуркинью и клетки глубоких ядер постоянно генерируют импульсы в нормальных условиях покоя. Общей характеристикой клеток Пуркинью и клеток глу-

боких ядер является то, что в норме и те и другие постоянно активны; клетки Пуркинью генерируют примерно 50–100 потенциалов действия в секунду, а частота импульсов клеток глубоких ядер гораздо выше. К тому же активность на выходе обоих типов клеток может изменяться в сторону усиления или угнетения.

Баланс между возбуждением и торможением на уровне глубоких ядер мозжечка. Обратившись снова к нейрональному контуру на рис. 57–7, отметим, что прямая стимуляция лазающими и мшистыми волокнами клеток глубоких ядер их возбуждает, а сигналы от клеток Пуркинью тормозят. В норме баланс между этими эффектами несколько смещен в сторону возбуждения, и в условиях покоя активность клетки глубокого ядра остается относительно постоянной — на уровне умеренного непрерывного возбуждения. При выполнении быстрого движения инициирующий его сигнал из моторной зоны или ствола мозга сначала значительно усиливает возбуждение клеток глубоких ядер, но через несколько миллисекунд прибывают тормозные сигналы от контура клеток Пуркинью по механизму обратной связи.

Таким образом, существует быстрый начальный возбуждающий сигнал, который посылают клетки глубоких ядер к нисходящему двигательному пути для усиления движения, а вслед за этим в пределах доли секунды появляется тормозной сигнал. Этот тормозной сигнал похож на сигнал отрицательной обратной связи «линии задержки», который эффективен в обеспечении *демпфирования*. Это означает, что при возбуждении системы двигательного контроля после короткого периода задержки возникает сигнал отрицательной обратной связи, предупреждающий слишком сильное движение.

Корзинчатые и звездчатые клетки. В мозжечке есть еще два типа нейронов: *корзинчатые клетки* и *звездчатые клетки*. Эти клетки имеют короткие аксоны и располагаются в молекулярном слое коры мозжечка среди тонких параллельных волокон, стимулирующих эти клетки. В свою очередь, корзинчатые и звездчатые клетки посылают аксоны под прямым углом через параллельные волокна к прилежащим клеткам Пуркинью, вызывая их *латеральное торможение*, что увеличивает четкость сигнала так же, как латеральное торможение усиливает контраст сигналов в других нейрональных контурах.

Механизмы «включение–выключение» и «выключение–включение»

Типичной функцией мозжечка является участие его в обеспечении быстрых сигналов включения для мышц-агонистов и одновременных реципрокных сигналов выключения для мышц-антагонистов в начале движения. При завершении

движения мозжечок отвечает главным образом за подачу своевременных и эффективных сигналов выключения к мышцам-агонистам и сигналов включения к мышцам-антагонистам. Детали этого процесса пока не известны, но на основании главного нейронального контура мозжечка (см. рис. 57–7) можно представить, как функционирует этот механизм.

Давайте предположим, что механизм «включение–выключение» сокращения мышц-агонистов и мышц-антагонистов в начале движения начинается с сигналов из коры полушарий большого мозга. Сигналы направляются по немозжечковым путям ствола мозга и спинного мозга непосредственно к мышце-агонисту, запуская начало сокращения. В то же время параллельные сигналы поступают по мшистым волокнам моста в мозжечок. Одна ветвь каждого мшистого волокна идет непосредственно к клеткам зубчатого или других глубоких ядер мозжечка. Нейроны этих ядер мгновенно посылают сигнал возбуждения назад в кортикоспинальную систему двигательного контроля либо через таламус к коре полушарий большого мозга, либо через нейрональный контур ствола мозга, чтобы поддержать сигнал, стимулирующий мышечное сокращение, которое уже было запущено корой полушарий большого мозга. В результате через несколько миллисекунд сигнал включения становится сильнее, чем на старте, из-за суммации корковых и мозжечковых сигналов. Так происходит при нормально функционирующем мозжечке, но при отсутствии его вторичный дополнительный поддерживающий сигнал исчезает. Поддержка мозжечка делает мышечное сокращение гораздо более сильным, чем оно было бы без мозжечка.

Теперь о том, что вызывает сигнал выключения мышц-агонистов для завершения движения. Вспомните, что мшистые волокна имеют вторую ветвь, которая проводит сигналы через гранулярные клетки к коре мозжечка и затем по параллельным нервным волокнам к клеткам Пуркинью. Клетки Пуркинью, в свою очередь, *тормозят* клетки глубоких ядер. Данный путь используют параллельные волокна молекулярного слоя коры мозжечка — одни из самых тонких и медленнопроводящих волокон в нервной системе, диаметр которых составляет лишь долю микрометра. Кроме того, сигналы данных волокон слабые, и нужен определенный период времени для создания достаточного возбуждения в дендритах клетки Пуркинью, чтобы ее возбудить. Однако, как только клетка Пуркинью возбуждается, она посылает сильный тормозной сигнал к той клетке глубокого ядра, которая включила движение. Этот сигнал помогает *выключить* движение через короткое время. Теперь понятно, как нейрональный контур мозжечка

может вызвать быстрое включение сокращения мышцы-агониста в начале движения и выключение сокращения той же мышцы в *точно выверенный момент*.

Теперь рассмотрим функцию нейронального контура для мышц-антагонистов. Вспомните, что в спинном мозге на всем его протяжении есть контуры реципрокных связей мышц-агонистов и мышц-антагонистов для каждого движения, возникающего на уровне спинного мозга. Следовательно, эти контуры являются базой для выключения мышц-антагонистов в начале движения и включения их при завершении движения, что зеркально отражает события, происходящие с мышцами-агонистами. Однако следует вспомнить, что мозжечок содержит несколько типов тормозных клеток, помимо клеток Пуркинье. Функции некоторых из них еще окончательно не определены; вероятно, они играют роль в торможении мышц-антагонистов в начале движения и последующем возбуждении в конце движения.

Эти механизмы пока отчасти спекулятивны и представлены здесь для иллюстрации путей, с помощью которых мозжечок может усиливать сигналы включения и выключения, управляющие мышцами-агонистами и мышцами-антагонистами, таким образом контролируя развитие движения во времени.

«Обучение» клеток Пуркинье коррекции ошибок моторики и роль лазающих волокон

Точность, с которой мозжечок поддерживает начало и конец мышечных сокращений, а также их согласованность во времени достигаются в процессе «обучения» мозжечка. Обычно, когда человек выполняет новое для него движение, степень усиления движения мозжечком в начале сокращения, степень его торможения в конце и согласованность этих процессов во времени почти всегда неточны. Однако после многократного повторения действия постепенно становятся более точными, причем иногда для достижения желаемого результата достаточно всего нескольких повторений, а в других случаях приходится повторять движения сотни раз. Как осуществляется такая регулировка? Ответа пока нет, хотя известно, что в процессе тренировки постепенно адаптируется чувствительность нейронального контура мозжечка, особенно изменяется способность клеток Пуркинье реагировать на возбуждение зернистых клеток. Более того, изменение чувствительности идет под влиянием сигналов от лазающих волокон, входящих в мозжечок из комплекса нижней оливы.

В условиях покоя сигнал идет по лазающим волокнам со скоростью примерно 1 имп/сек, но каждый раз, когда импульсы достигают клетки

Пуркинье, они вызывают мощную деполяризацию всего дендритного дерева клетки, которая продолжается до 1 сек. В течение этого периода клетка Пуркинье разряжается одним высоким начальным спайком и последующей серией постепенно ослабевающих спайков.

Когда человек выполняет новое движение первый раз, сигналы обратной связи от проприорецепторов мышц и суставов обычно сообщают мозжечку, в какой степени реальное движение отличается от запланированного. При этом сигналы лазающих волокон каким-то образом изменяют долговременную чувствительность клеток Пуркинье. Через определенный период времени изменение чувствительности наряду с другими «обучающими» функциями мозжечка, как полагают, заставляет синхронизирующие и другие аспекты мозжечковой системы двигательного контроля приблизиться к совершенству. Когда это достигается, лазающим волокнам больше не нужно посылать сигнал «ошибки» к мозжечку, чтобы вызвать дальнейшее изменение.

ФУНКЦИЯ МОЗЖЕЧКА В СИСТЕМЕ ДВИГАТЕЛЬНОГО КОНТРОЛЯ

Нервная система использует мозжечок для регуляции движений на трех уровнях.

1. *Вестибулоцеребеллум*. Этот уровень включает в основном небольшие клочково-узелковые доли мозжечка (которые лежат под задней долей мозжечка) и прилежащих частей червя мозжечка. Вестибулоцеребеллум обеспечивает нейрональные контуры для большинства движений тела, поддерживающих равновесие.
2. *Спиноцеребеллум*. Этот уровень включает основную часть червя мозжечка (задней доли и передней доли мозжечка) и прилежащие промежуточные зоны полушарий мозжечка с обеих сторон червя. Спиноцеребеллум обеспечивает координацию движений в основном дистальных отделов конечностей, особенно кистей и пальцев рук.
3. *Цереброцеребеллум*. Этот уровень состоит из латеральных зон полушарий мозжечка, расположенных снаружи от промежуточных зон. Практически все входы к данной части мозжечка идут от моторной зоны и прилежащих к ней премоторной и соматосенсорных областей. Вся информация, которая выходит из этой части мозжечка, направляется назад к головному мозгу, функционируя по механизму обратной связи с сенсомоторной системой коры полушарий большого мозга для планирования последовательных произвольных движений тела и конечностей. Планирование осуществляется заранее (за десятки секунд до начала движения). Данный процесс

называют *развитием двигательного образа планируемых движений*.

Участие вестибулоцеребеллюма, ствола мозга и спинного мозга в регуляции равновесия и позных движений

Вестибулоцеребеллюм филогенетически возникает примерно одновременно с началом развития вестибулярного аппарата во внутреннем ухе. Более того, утрата клочково-узелковой доли и прилежащих частей червя мозжечка, составляющих вестибулоцеребеллюм, вызывает резкое нарушение равновесия и позных движений (см. главу 56).

У людей с дисфункцией вестибулоцеребеллюма равновесие *сильнее нарушается при выполнении быстрых движений*, особенно если они связаны с *изменением направления*, что стимулирует полукружные каналы. Этот феномен подтверждает, что вестибулоцеребеллюм важен для регуляции баланса между сокращениями мышц-агонистов и мышц-антагонистов спины, бедер и плечевого пояса в случае *быстрых изменений* положения тела, информацию о которых передает вестибулярный аппарат.

Одной из главных проблем регуляции равновесия является количество времени, необходимого для передачи головному мозгу сигналов о положении различных частей тела и скорости их движения. Даже при использовании спино-мозжечковых трактов, самых быстропроводящих сенсорных путей со скоростью проведения до 120 м/сек, сигналы от стоп к головному мозгу передаются с задержкой 15–20 мсек. Стопы бегущего человека за это время могут переместиться на расстояние примерно 25 см. Следовательно, невозможен возврат сигналов от периферических частей тела к головному мозгу со скоростью осуществления текущего движения. Как же тогда мозг может знать, когда остановить движение и начать выполнение следующего по очередности движения, особенно если оно выполняется быстро? Ответ: сигналы с периферии «говорят» мозгу, как быстро и в каких направлениях движутся части тела.

Функция вестибулоцеребеллюма и заключается в том, чтобы по этим данным о скоростях и направлениях *рассчитать заранее*, где разные части тела будут через несколько миллисекунд. Результаты расчетов являются ключом для перехода мозга к очередному последовательному движению.

Таким образом, во время регуляции равновесия, как полагают, информация от периферии тела и от вестибулярного аппарата используется в типичном регуляторном контуре с обратной связью для обеспечения *упреждающей коррекции* постуральных двигательных сигналов, необходимых для поддержания равновесия даже во время

чрезвычайно быстрого движения, включая быстрые изменения его направления.

Участие спиноцеребеллюма в регуляции движений дистальных частей конечностей по механизму обратной связи

Как показано на **рис. 57–8**, во время выполнения движения промежуточная зона каждого полушария мозжечка получает два типа информации: (1) от моторной зоны и красного ядра среднего мозга о том, какова должна быть *запланированная последовательность движения* в течение следующих нескольких долей секунды; (2) по нейрональному контуру обратной связи от периферических частей тела, особенно от проприорецепторов дистальных отделов конечностей, — о *результате выполняемого движения*.

После сравнения запланированного движения с истинным в промежуточной зоне полушарий мозжечка клетки вставочного ядра посылают *корректирующие сигналы*: (1) к *моторной зоне* через релейные ядра таламуса; (2) к *крупноклеточной части* (нижней части) *красного ядра*, откуда начинается *руброспинальный тракт*.

Руброспинальный тракт и кортикоспинальный тракт стимулируют большинство латеральных мотонейронов передних рогов серого вещества спинного мозга, которые иннервируют дис-

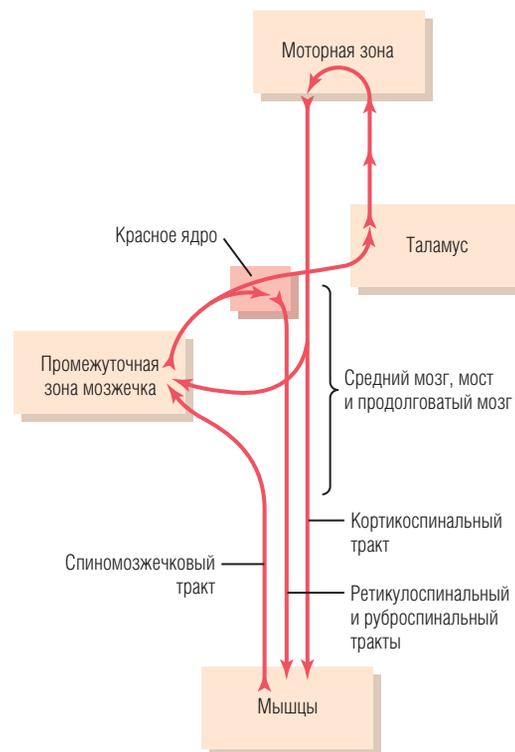


Рис. 57–8

Участие коры полушарий большого мозга и мозжечка, особенно его промежуточной зоны, в регуляции произвольных движений. Стрелки указывают направление распространения нервных сигналов

тальные части конечностей, особенно кисти и пальцы рук.

Эта часть мозжечковой системы двигательного контроля обеспечивает плавные, координированные движения мышц-агонистов и мышц-антагонистов дистальных частей конечностей при выполнении текущих целенаправленных сложных движений. Мозжечок, вероятно, сравнивает «намерения» высших уровней системы двигательного контроля (информация о которых передается к промежуточной зоне полушарий мозжечка по кортикомостомозжечковому тракту) с их «исполнением» соответствующими частями тела (на основании информации, передаваемой к мозжечку с периферии). Фактически передний спинномозжечковый тракт передает назад к мозжечку «эфферентную» копию сигналов текущего двигательного контроля, достигающих передних мотонейронов. Эта информация объединяется с сигналами от мышечных веретен и других сенсорных проприоцептивных органов, проводимыми в основном по заднему спинномозжечковому тракту. Подобные сигналы для сравнения поступают в комплекс нижней оливы; если сигналы не совпадают, система оливы — клетки Пуркинье вместе с другими «обучающими» механизмами мозжечка корректирует движения до тех пор, пока они не достигнут желаемого уровня.

Функция мозжечка как демпфирующей системы двигательного контроля. Почти все движения тела — маятниковые. Например, когда рука движется, развивается инерция, и для своевременного прекращения движения инерцию нужно преодолеть. Из-за инерции все маятниковые движения имеют тенденцию к *перемахиванию*, т.е. переходу за границы запланированного положения. Когда человек с разрушенным мозжечком промахивается, центры сознания головного мозга распознают это и запускают движение в обратном направлении, пытаются привести руку в запланированное для нее положение. Однако рука в силу своей инерции снова проскакивает цель, но теперь в обратном направлении, и опять должны быть введены соответствующие коррекции. В результате рука колеблется вперед-назад, двигаясь мимо намеченной точки несколько раз, пока не зафиксируется на цели. Этот эффект называют *интенционным тремором* (или *тремором действия*).

Однако если мозжечок функционирует нормально и соответствующим образом «обучен», подсознательные сигналы останавливают движение точно в намеченной точке, предупреждая перемахивание и тремор. *Это основная характеристика демпфирующей системы.* Все управляющие системы, которые регулируют маятниковые элементы, обладающие инерцией, должны иметь демпфирующие контуры. В нервной

системе, которая управляет двигательной активностью, мозжечок обеспечивает большую часть демпфирующей функции.

Мозжечковый контроль баллистических движений. Самые быстрые движения, например движения пальцев рук при печатании на клавиатуре, осуществляются с такой скоростью, что невозможно получить информацию по обратной связи ни от периферии к мозжечку, ни от мозжечка назад к моторной зоне до завершения движения. Такие движения называют *баллистическими*. Это значит, что все движения предварительно планируются и приводятся в действие так, чтобы пройти определенное расстояние и затем остановиться.

В качестве другого примера можно привести саккадические движения глаз, при которых глаза прыгают от одного положения к следующему, как при чтении или при слежении за последовательными точками вдоль дороги из окна движущегося автомобиля.

После удаления мозжечка характер баллистических движений изменяется: (1) замедляется развитие движения, и отсутствует дополнительное усиление в начале движения, которое обычно обеспечивает мозжечок; (2) сила развиваемого движения слабая; (3) замедляется остановка движения, в результате движение заканчивается далеко за пределами запланированной цели. Следовательно, в отсутствие нейронального контура мозжечка для инициации или прекращения баллистических движений необходима более напряженная работа моторной зоны. Таким образом, теряется автоматизм баллистических движений.

Если снова вернуться к описанию нейронального контура мозжечка, можно понять, что он замечательно организован для выполнения этой двухфазной (сначала возбуждающей, а затем, с задержкой, тормозной) функции, которая необходима для заранее спланированных быстрых баллистических движений. В основе такой способности мозжечка лежат встроенные в его кору контуры синхронизации.

Участие цереброцеребеллюма в планировании и хронометраже последовательных движений

У людей латеральные зоны полушарий мозжечка чрезвычайно развиты и сильно увеличены. Это согласуется со способностью человека планировать и выполнять сложные последовательные программы движений, особенно кистями и пальцами рук, и говорить. Однако большие латеральные зоны полушарий мозжечка не имеют прямого входа для информации от периферических частей тела. Кроме того, латеральные зоны полушарий мозжечка не связаны с первичной моторной областью. Практически все контакты

между этими зонами мозжечка и корой полушарий большого мозга осуществляются на уровне *премоторной области, соматосенсорной области I и ассоциативной соматосенсорной области*.

Несмотря на это, разрушение латеральных зон полушарий мозжечка вместе с соответствующими им зубчатыми ядрами может привести к резкому нарушению координации сложных целенаправленных движений кистей и пальцев рук, стоп и работы речевого аппарата. Это трудно понять, поскольку нет прямой связи между латеральными зонами полушарий мозжечка и первичной моторной областью головного мозга. Экспериментальные исследования позволяют полагать, что эти зоны мозжечка имеют дело с двумя важными аспектами системы двигательного контроля: (1) планированием последовательных движений; (2) хронометражом последовательных движений.

Планирование последовательных движений. Для планирования последовательных движений нужна двухсторонняя связь между премоторной областью и сенсорными зонами коры полушарий большого мозга, латеральными зонами полушарий мозжечка и соответствующими областями базальных ядер. Видимо, планирование последовательных движений в действительности начинается в сенсорной зоне и премоторной области коры полушарий большого мозга, и отсюда «план» передается к латеральным зонам полушарий мозжечка. Затем в процессе интенсивного двухстороннего обмена информацией между мозжечком и корой полушарий большого мозга соответствующие двигательные сигналы обеспечивают переход от одной последовательности движений к следующей. Данную точку зрения подтверждает наблюдение, свидетельствующее о том, что во многих нейронах зубчатого ядра мозжечка во время движения выявляется импульсная активность, предназначенная для последующего движения.

Следовательно, латеральные зоны полушарий мозжечка, по-видимому, вовлекаются не в то движение, которое осуществляется в данный момент, а в движение, *которое будет осуществляться в следующий момент* (через долю секунды или через несколько секунд).

Итак, одним из наиболее важных свойств нормальной двигательной функции является способность плавно переходить от одного движения к следующему в надлежащей последовательности. При отсутствии больших латеральных зон полушарий мозжечка эта способность при быстрых движениях серьезно нарушается.

Хронометраж последовательных движений. Другой важной функцией латеральных зон полушарий мозжечка является обеспечение соответствующе-

щего *распределения во времени каждого последовательного движения*. При отсутствии этих зон мозжечка теряется подсознательная способность предсказать заранее, насколько далеко продвигутся разные части тела в течение определенно-го времени. Без такой способности невозможно определить, когда необходимо начинать следующее движение. В результате движение может начаться слишком рано или, что более вероятно, поздно. Следовательно, поражения латеральных зон полушарий мозжечка приведут к тому, что сложные двигательные программы (например, движения, необходимые для письма, бега или разговора) становятся некоординированными и теряют способность развиваться в надлежащей последовательности от одного движения к следующему. О таких поражениях мозжечка говорят, что они вызывают *нарушение плавного развития движений*.

Упреждающие функции, не связанные с движениями. Церебробеллему помогает «рассчитывать время» не только для движений тела, но и для других событий в организме. Так, головной мозг способен рассчитать скорость развития слуховых и зрительных феноменов, но в обоих случаях необходимо участие мозжечка. Например, по изменению зрительного образа человек может предсказать, как быстро он приближается к объекту. Демонстрацией значения мозжечка для этой способности являются результаты экспериментов по удалению у обезьян латеральных зон полушарий мозжечка. Такая обезьяна наталкивается на объект из-за отсутствия возможности предсказать момент контакта с ним.

Вполне возможно, что мозжечок обеспечивает «временную развертку», используя контуры временной задержки, с которыми могут сравниваться сигналы от других частей центральной нервной системы. Часто утверждается, что мозжечок особенно необходим для интерпретации *быстроизменяющихся пространственно-временных отношений* в сенсорной информации.

КЛИНИЧЕСКИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОРАЖЕНИЙ МОЗЖЕЧКА

Разрушение небольшой части латеральной зоны полушарий мозжечка редко вызывает заметные нарушения двигательной функции. Действительно, через несколько месяцев после удаления половины латеральной зоны полушария мозжечка с одной стороны головного мозга (если только вместе с корой не были удалены глубокие ядра мозжечка) моторные функции животного выглядят почти нормальными до тех пор, пока оно выполняет все движения медленно.

Таким образом, оставшиеся части системы регуляции движений способны к значительной компенсации потери мозжечка. Чтобы вызвать серьезную и длительную дисфункцию мозжечка,

в поражение должно быть вовлечено одно или несколько глубоких ядер мозжечка: *зубчатое ядро*, *вставочное ядро* и *ядро шатра*.

Дисметрия и атаксия

Из наиболее важных симптомов поражения мозжечка выделяют *дисметрию* и *атаксию*. При отсутствии мозжечка система двигательного контроля без участия сознания не может адекватно оценить расстояние, необходимое для движения до цели. В этом случае рука человека или любая другая часть его тела при движении обычно перемещается значительно дальше цели. Затем головной мозг, пытаясь исправить ошибку, изменяет движение на противоположное, однако и в этом случае происходит перемахивание. Это происходит в связи с тем, что в норме мозжечок инициирует основную часть двигательного сигнала, выключающего движение после того, как оно началось. Если мозжечок этого сделать не может, движение обычно завершается за пределами намеченной цели. Невозможность вовремя остановить движение (или *движение мимо цели*) называют *дисметрией*, которая ведет к нарушению координации движений, называемому *атаксией*.

Дисметрия и атаксия могут развиваться также в результате *поражений спинномозжечковых трактов*, поскольку информация от движущихся частей тела, поступающая по механизму обратной связи к мозжечку, необходима для оценки момента времени завершения движения.

Интенционный тремор

У человека без мозжечка произвольные движения часто имеют колебательный характер, особенно при достижении цели. Сначала движение проскакивает мимо, затем несколько раз осуществляются колебательные движения вперед-назад, прежде чем остановятся на цели. Такую реакцию называют *интенционным тремором* (или *тремором действия*). Такой тремор — результат неспособности мозжечка демпфировать двигательную активность мышц.

Неспособность к развитию движения

Дисдиадохкинезия — неспособность выполнять быстро изменяющиеся движения. Когда система регуляции движений не может предсказать, где части тела будут в определенный момент, она «теряет» ощущение частей тела во время быстрых движений. В результате последующее движение начинается гораздо раньше или позднее, поэтому невозможно надлежащее развитие движения. Это легко продемонстрировать, если попросить пациента с поражением мозжечка быстро поворачивать кисть ладонью вверх-вниз. Больной скоро теряет ощущения о положении кисти во время любой части движения. В результате вместо нормальных скоординированных поворотов кисти происходит серия неудачных попыток, что реализуется лишь в виде беспорядочных, как бы застревающих в пути движений.

Дизартрия — нарушение речи. Другим примером недостаточности развития движений являются нарушения речи, поскольку формирование слов зависит от быстрой и надлежащей последова-

тельности движений мышц гортани, рта и дыхательной системы. Потеря координации и неспособность регулировать интенсивность или длительность последовательных звуков приводят к беспорядочной вокализации, когда одни слоги оказываются громкими, другие — слабыми, а интервалы между слогами — то слишком длинными, то слишком короткими. В результате речь становится невнятной.

Мозжечковый нистагм — колебательные движения глазных яблок. *Мозжечковый нистагм* обычно наблюдается при попытке фиксации взгляда на объекте, расположенном с одной стороны головы. Периферический тип фиксации взгляда приводит к быстрым и колебательным движениям глаз вместо стойкой фиксации. Это еще одно проявление недостаточного демпфирования мозжечком. Такой эффект характерен для поражений клокково-узловых долей мозжечка и сопровождается потерей равновесия из-за дисфункции нервных путей, проходящих через эту часть мозжечка от полукружных каналов.

Мышечная гипотония. Утрата глубоких ядер мозжечка, особенно зубчатого и вставочного, вызывает снижение тонуса периферических мышц тела на стороне поражения мозжечка. Мышечная гипотония возникает в связи с потерей мозжечкового облегчения моторной зоны и двигательных ядер ствола мозга тоническими сигналами от глубоких ядер мозжечка.

БАЗАЛЬНЫЕ ЯДРА И ИХ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ

Базальные ядра, как и мозжечок, представляют собой другую *вспомогательную систему двигательного контроля*, которая обычно функционирует в тесной связи с корой полушарий большого мозга и кортикоспинальной системой двигательного контроля.

Действительно, большинство входящих сигналов базальные ядра получают от коры полушарий большого мозга, а почти все выходящие из этих ядер сигналы возвращаются назад к коре. На **рис. 57–9** показаны анатомические связи базальных ядер с другими структурами головного мозга. Базальные ядра состоят из *хвостатого ядра*, *скорлупы*, *бледного шара*, *черного вещества* и *субталамического ядра* и располагаются в основном латеральнее таламуса и вокруг него, занимая большую часть внутренних регионов обоих полушарий большого мозга. Почти все двигательные и чувствительные нервные волокна, связывающие кору полушарий большого мозга и спинной мозг, проходят через пространство, лежащее между основными структурами базальных ядер — *хвостатым ядром* и *скорлупой*. Данное пространство называют *внутренней капсулой*. Важно знать, что между базальными ядрами и кортикоспинальной системой двигательного контроля есть тесная связь.

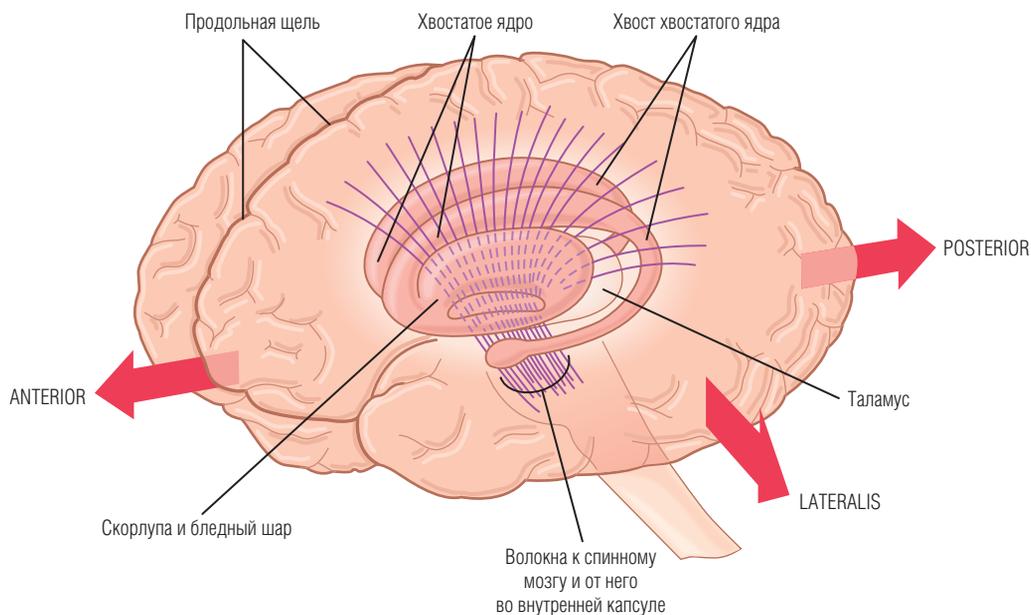


Рис. 57–9

Анатомические связи базальных ядер с корой полушарий большого мозга и таламусом в трехмерном изображении

НЕЙРОНАЛЬНЫЙ КОНТУР БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР

На рис. 57–10 показаны сложные анатомические связи между базальными ядрами и другими структурами головного мозга, которые обеспечивают контроль движений. На рисунке слева — моторная зона, таламус и действующие вместе с ними ствол мозга и нейрональный контур мозжечка, справа — главный нейрональный контур базальных ядер, демонстрирующий наиболее важные взаимосвязи внутри ядер и обширные входящие и выходящие пути, соединяющие другие регионы мозга и базальные ядра.

В следующих разделах мы сосредоточимся на двух главных нейрональных контурах: *контуре скорлупы* и *контуре хвостатого ядра*.

УЧАСТИЕ БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР В ВЫПОЛНЕНИИ СЛОЖНЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ПРОГРАММ

Одной из главных функций базальных ядер в двигательном контроле является их участие в регуляции выполнения сложных двигательных программ вместе с кортикоспинальной системой двигательного контроля, например движений при написании букв. При серьезном поражении базальных ядер корковая система двигательного контроля больше не может обеспечить такие движения. Вместо этого почерк человека становится грубым, как будто он учится писать.

К другим сложным двигательным программам, требующим участия базальных ядер, отно-

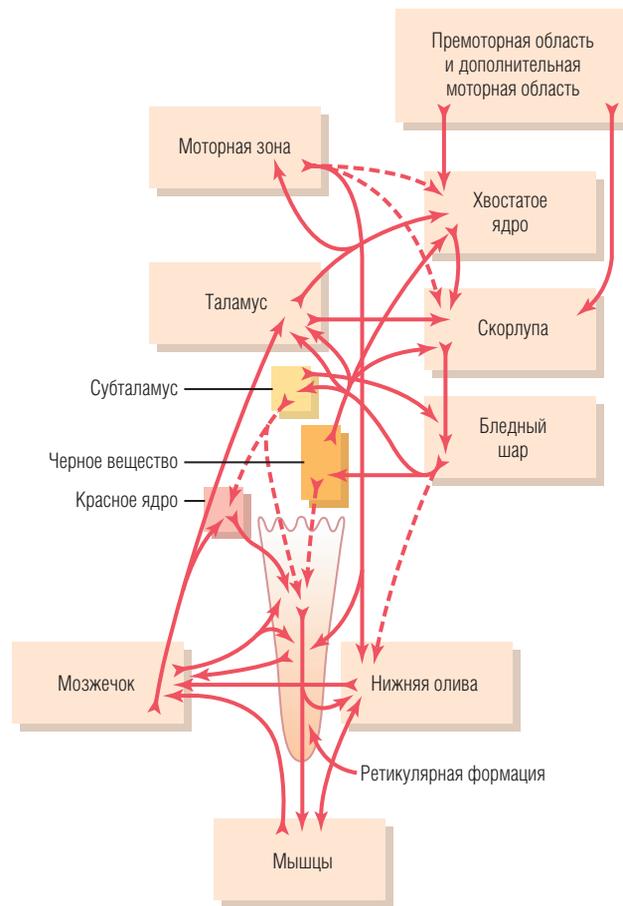


Рис. 57–10

Связь (стрелки) нейронального контура базальных ядер с кортикоспинально-мозжечковой системой для регуляции движений

сят резание ножницами, забивание гвоздей, броски баскетбольного мяча в корзину, ведение мяча в футболе, бросание мяча в бейсболе, движение лопатой при копании, большинство процессов вокализации, управляемые движения глаз, а также практически любое точное движение, выполняемое в большинстве случаев бессознательно.

Нейрональный контур скорлупы. На рис. 57–11 показаны главные нервные пути через базальные ядра, участвующие в выполнении приобретенных двигательных программ. Пути начинаются главным образом в премоторной области и в соматосенсорных областях, затем идут в скорлупу (минуя в основном хвостатое ядро), отсюда — к внутренней части бледного шара, далее — к переднему вентральному и вентролатеральному ядрам таламуса и, наконец, возвращаются к первичной моторной области, премоторной области и дополнительной моторной области.

Таким образом, основные входы в нейрональный контур скорлупы исходят из областей мозга, прилежащих к первичной моторной области, но не из нее. Зато выходы из этого контура идут в основном к первичной моторной области или к тесно связанным с ней премоторной и дополнительной моторной областям. В тесной связи с этим первичным контуром скорлупы функционируют вспомогательные контуры, идущие от скорлупы через внешнюю часть бледного шара, субталамус и черное вещество, возвращаясь в итоге к моторной зоне через таламус.

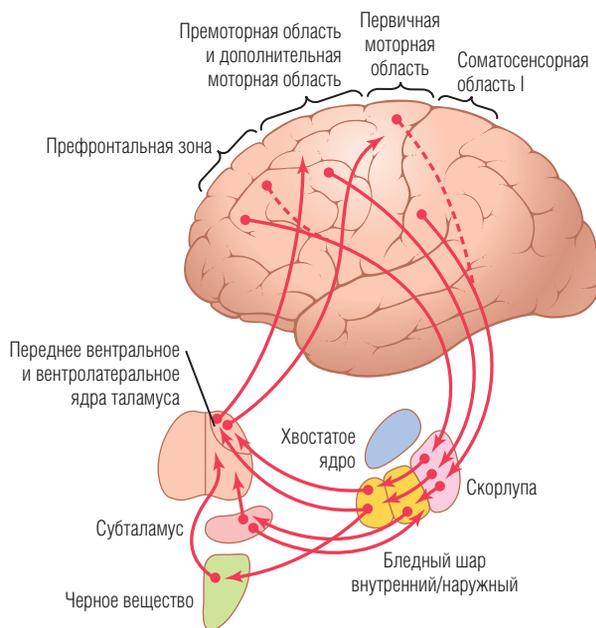


Рис. 57–11

Нейрональный контур (стрелки) скорлупы для подсознательного выполнения приобретенных двигательных программ

Нарушения двигательных функций при поражении нейронального контура скорлупы. Как участвует контур скорлупы в обеспечении выполнения сложных двигательных программ? Ответ не ясен. Однако, когда часть нейронального контура поражается или блокируется, некоторые движения нарушаются. Например, поражения *бледного шара* обычно ведут к спонтанным *волнообразным движениям* кисти, руки, шеи и лицевых мышц. Такие движения называют *атетозом*. Поражение *субталамического ядра* часто ведет к появлению *размашистых движений* всей конечности, которые называют *гемибаллизмом*. Множественные мелкие поражения в *скорлупе* ведут к появлению *быстрых подергиваний* в кистях, на лице и других частях тела, что называют *хореей*. Поражения *черного вещества* ведут к распространенному и чрезвычайно тяжелому заболеванию с характерными для него *ригидностью, акинезией и тремором* — болезни Паркинсона (см. далее).

РОЛЬ БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР В КОГНИТИВНОМ КОНТРОЛЕ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Термин *когнитивная способность* означает мыслительные процессы, использующие как сенсорную информацию, поступающую в головной мозг, так и информацию, уже накопленную в памяти. Большинство двигательных программ являются следствием реализации генерируемых в головном мозге мыслей — процесса, который называют *когнитивным контролем двигательной активности*. Главную роль в этом контроле играет *хвостатое ядро*.

Нервные связи между хвостатым ядром и кортикоспинальной системой двигательного контроля, показанные на рис. 57–12, слегка отличаются от связей нейронального контура скорлупы. Отчасти это связано с тем, что хвостатое ядро, как видно на рис. 57–9, распространяется во все доли головного мозга, начинаясь впереди в лобных долях, затем проходя через теменные доли и затылочные доли и, наконец, загибаясь снова вперед в височные доли, образуя подобие буквы «С». Кроме того, хвостатое ядро получает основную часть «входа» из *ассоциативных зон*, лежащих над хвостатым ядром, главным образом из областей, которые объединяют различные типы сенсорной и моторной информации в соответствующие мыслительные программы.

После того как сигналы из коры полушарий большого мозга достигают хвостатого ядра, они передаются к внутренней части бледного шара, затем к релейным ядрам переднего вентрального и вентролатерального таламуса и в итоге — назад к префронтальной зоне, премоторной области и дополнительной моторной области коры полушарий большого мозга. Однако практиче-



Рис. 57–12

Нейрональный контур (стрелки) хвостатого ядра для когнитивного планирования последовательных и параллельных скоординированных движений для достижения специфических осознанных целей

ски ни один из возвращающихся сигналов не идет непосредственно к первичной моторной области. Вместо этого сигналы идут к вспомогательным регионам в премоторной и дополнительной моторной областях, которые имеют дело не с возбуждением отдельных мышечных движений, а с организацией последовательных движений, длящихся 5 сек или более.

Хорошей иллюстрацией этого феномена является мгновенная автоматическая реакция человека, увидевшего приближающегося льва. Человек: (1) отворачивается от льва; (2) начинает бежать; (3) влезает на дерево. Без когнитивных функций у человека не может быть интуитивного знания, позволяющего ему без длительных размышлений быстро реагировать соответствующим образом. Итак, когнитивный контроль двигательной активности в течение нескольких секунд подсознательно определяет, какой комплекс движений будет полезен для достижения сложной цели, хотя само двигательное поведение в этом случае может продолжаться в течение многих секунд.

УЧАСТИЕ БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР В ИЗМЕНЕНИИ ВРЕМЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И МАСШТАБНОГО СООТНОШЕНИЯ ДВИЖЕНИЙ

При регуляции движений реализуются две важные способности головного мозга: (1) опреде-

лять, как быстро должно выполняться движение; (2) контролировать должную амплитуду движения. Например, человек может писать букву «а» медленно или быстро. Также он может написать маленькую букву «а» на листке бумаги и большую букву «а» на классной доске. Независимо от выбора пропорции буквы остаются примерно одинаковыми.

У больных с тяжелым поражением базальных ядер функции распределения во времени и масштабного соотношения движений недостаточны, а иногда отсутствуют. Базальные ядра в данном случае функционируют не в одиночку, а в тесной связи с корой полушарий большого мозга. Особенно важной областью коры является задняя часть теменной доли, представляющая собой локус пространственных координат для регуляции движений всех частей тела, а также для соотношения тела и его частей со всем его окружением. Поражение задней части теменной доли ведет к нарушению способности точного восприятия объектов при нормально функционирующих сенсорных механизмах. Это состояние называют *агнозией*. На рис. 57–13 показано, как пациент с поражением правой задней части теменной доли пытался скопировать рисунок. Видно, что способность скопировать левую сторону рисунка серьезно нарушена. Такой человек не будет пользоваться своей левой рукой, левой кистью и другими частями левой стороны тела для выполнения каких-либо задач или даже для

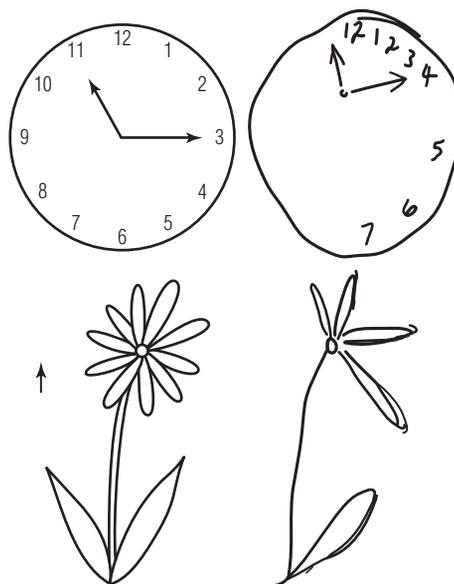


Рис. 57–13

Справа — рисунок, который нарисовал пациент с синдромом пространственного игнорирования, вызванным тяжелым поражением правой задней части теменной доли (сравните с рисунком слева, который больного попросили скопировать). Обратите внимание, что способность больного копировать левую сторону рисунка сильно нарушена

мытья этой стороны тела, поскольку не осознает, что эти части его тела существуют (*синдром пространственного игнорирования*).

Поскольку хвостатое ядро базальных ядер функционирует в основном в связи с ассоциативными зонами коры полушарий большого мозга, в частности с задней частью теменной доли, вероятно, определение скоростных характеристик и масштабных соотношений движений является функциями этого когнитивного контура системы двигательного контроля. Однако наше понимание функций базальных ядер все еще неопределенно, и многое из того, что обсуждается в последних разделах главы, является предположением, логическим умозаключением, а не доказанным фактом.

ФУНКЦИИ СПЕЦИФИЧЕСКИХ НЕЙРОМЕДИАТОРОВ В БАЗАЛЬНЫХ ЯДРАХ

На **рис. 57–14** показано взаимодействие нескольких специфических нейромедиаторов, функционирующих в базальных ядрах: (1) *дофаминовые* пути от черной субстанции к хвостатому ядру и скорлупе; (2) пути *гамма-аминомасляной кислоты* (ГАМК) от хвостатого ядра и скорлупы к бледному шару и черной субстанции; (3) *ацетилхолиновые* пути от коры к хвостатому ядру и скорлупе; (4) множество общих путей от ствола мозга, секретирующих *норадреналин*, *серотонин*, *энкефалины* и некоторые другие нейромедиаторы в базальных ядрах и других частях

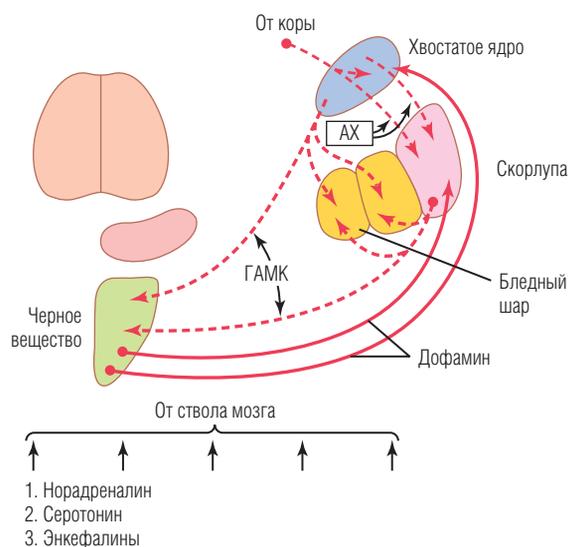


Рис. 57–14

Нервные пути, секретирующие различные типы нейромедиаторов в базальных ядрах. АХ — ацетилхолин; ГАМК — гамма-аминомасляная кислота

головного мозга. В дополнение к ним есть *многочисленные глутаматные пути* (на рисунке не показаны), которые обеспечивают основную часть возбуждающих сигналов, уравновешивающих большое количество тормозных сигналов, передаваемых главным образом такими тормозными медиаторами, как дофамин, ГАМК и серотонин. О некоторых из них и гормональных системах подробнее говорится далее при обсуждении поражений базальных ядер, а также в главах при обсуждении проблем поведения, сна и бодрствования и функций вегетативной нервной системы.

Вспомните, что нейромедиатор ГАМК всегда тормозной. Следовательно, ГАМК-нейроны в петлях обратной связи от коры через базальные ядра и назад к коре делают практически все петли петлями *отрицательной обратной связи*, таким образом придавая стабильность системе двигательного контроля.

Дофамин в большинстве отделов головного мозга является тормозным нейромедиатором, а при определенных условиях функционирует и как стабилизатор.

КЛИНИЧЕСКИЕ СИНДРОМЫ ПРИ ПОРАЖЕНИИ БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР

Помимо *атетоза* и *гемибаллизма*, которые упоминались ранее в связи с поражениями бледного шара и субталамуса, в случае поражения базальных ядер развиваются *болезнь Паркинсона* и *болезнь Гентингтона* (*хорея Гентингтона*).

Болезнь Паркинсона

Болезнь Паркинсона, известная также как *дрожательный паралич*, является результатом широко распространенного разрушения той части черного вещества (компактная часть), которая посылает нервные волокна, секретирующие дофамин, к хвостатому ядру и скорлупе.

Эта болезнь характеризуется: (1) ригидностью многих мышц тела; (2) непроизвольным тремором конечностей либо всего тела с постоянной частотой 3–6 циклов в секунду, развивающимся и в покое; (3) серьезными проблемами в инициации движений (*акинезией*); (4) поструральной неустойчивостью, связанной с ухудшением способности поддерживать определенное положение тела, что приводит к нарушению способности удерживать равновесие и, соответственно, падениям; (5) другими двигательными нарушениями, включая *дисфагию* (нарушение глотания), нарушения речи и утомляемость.

Причины этих двигательных нарушений еще неизвестны. Однако поскольку дофамин, секретируемый в хвостатом ядре и скорлупе, является тормозным медиатором, разрушение дофаминергических нейронов в черном веществе теоретически может привести к гиперактивности хвостатого ядра и скорлупы. Это, возможно, сопровождается постоянными возбуждающими сиг-

налами, которые передаются в кортикоспинальную систему двигательного контроля. Вследствие избыточного возбуждения мышц развивается их *ригидность*.

После потери торможения в контурах обратной связи возбуждение в некоторых из них может легко *осциллировать*, что приведет к появлению *тремора*, характерного для болезни Паркинсона. Этот тремор принципиально отличается от мозжечкового тремора, поскольку наблюдается в состоянии покоя, следовательно, является *непроизвольным тремором* (мозжечковый тремор появляется только при выполнении произвольных движений).

Акинезия при болезни Паркинсона доставляет больному гораздо больше неудобств, чем ригидность мышц и тремор, поскольку для выполнения даже самого простого движения больного должен проявить высочайшую степень концентрации. Психическое напряжение, необходимое для выполнения движения, часто находится на грани волевых возможностей больного. Кроме того, движения, если они все же осуществляются, обычно неуклюжие и прерывистые вместо плавных. Причина акинезии все еще спекулятивна. Однако известно, что секреция дофамина в лимбической системе, особенно в *прилежащем ядре* (*nucleus accumbens*), часто снижена, как и в базальных ядрах. Существует предположение, что это может угнетать психическое побуждение к двигательной активности столь сильно, что в результате возникает акинезия.

Немоторные признаки болезни Паркинсона: нарушения сна, депрессия и тревога, вегетативная дисфункция, а также когнитивные нарушения на поздних стадиях болезни.

Лечение препаратом L-Допа. Назначение *L-Допа* пациентам с болезнью Паркинсона обычно снижает многие симптомы, особенно ригидность и акинезию, но мало влияет на немоторные симптомы. Полагают, что улучшение моторных симптомов обусловлено превращением в головном мозге *L-Допа* в дофамин, который восстанавливает нормальный баланс между торможением и возбуждением в хвостатом ядре и скорлупе. Введение дофамина не оказывает такого эффекта, поскольку дофамин имеет химическую структуру, не позволяющую ему проходить через гематоэнцефалический барьер, а несколько иная структура *L-Допа* позволяет препарату пройти через этот барьер.

Лечение ингибиторами моноаминоксидазы. Моноаминоксидаза ответственна за разрушение дофамина. При использовании ингибиторов моноаминоксидазы дофамин остается в базальных ядрах в течение длительного времени. Кроме того, по непонятной причине данный препарат замедляет разрушение дофаминергических нейронов в черном веществе. Комбинация *L-Допы* и ингибиторов моноаминоксидазы при лечении болезни Паркинсона обычно обеспечивает более выраженный терапевтический эффект, чем при монотерапии.

Трансплантация фетальных дофаминсекретирующих клеток. В лечении болезни Паркинсона с кратко-

временным успехом использовали трансплантацию в хвостатое ядро и скорлупу фетальных дофаминсекретирующих клеток головного мозга. Если удастся добиться их выживаемости, вероятно, это станет новым методом терапии болезни Паркинсона.

Болезнь Гентингтона

Болезнь Гентингтона — это аутосомно-доминантное наследственное заболевание, первые симптомы которого появляются в возрасте 30–40 лет. Характерный признак болезни Гентингтона — появление сначала быстрых отрывистых сокращений отдельных мышц, которые постепенно сменяются резкими искажениями движений всего тела. Наряду с двигательной дисфункцией развивается выраженная *деменция* (слабоумие).

Полагают, что такие нарушения связаны с потерей большинства тел ГАМК-секретирующих нейронов в хвостатом ядре и скорлупе и ацетилхолинсекретирующих нейронов во многих отделах головного мозга. В норме терминали аксонов ГАМК-нейронов тормозят нейроны бледного шара и черного вещества. Считают, что из-за утраты торможения в бледном шаре и черном веществе происходят спонтанные вспышки активности, приводящие к искажению движений.

Деменция при болезни Гентингтона, вероятно, связана с потерей ацетилхолинсекретирующих нейронов, особенно в «мыслящих» областях коры полушарий большого мозга.

Обнаружен патологический ген, вызывающий болезнь Гентингтона. Данный ген имеет многократно повторяющийся кодон ЦАГ, кодирующий множество лишних молекул *глутаминовой аминокислоты* в молекулярной структуре патологического белка нервных клеток, называемого *гентингтин* (*huntingtin*), который и вызывает симптомы заболевания. Механизм патологических изменений под действием этого белка в настоящее время является предметом многих научных исследований.

ИНТЕГРАЦИЯ РАЗНЫХ ОТДЕЛОВ ОБЩЕЙ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЙ

Теперь попробуем объединить, насколько это возможно, все, что мы знаем о контроле движений. И сначала проведем краткий обзор разных уровней регуляции.

УРОВЕНЬ СПИННОГО МОЗГА

В спинном мозге заложены программы локальных движений для всех мышечных областей тела, например рефлексы отдергивания, помогающие убрать любую часть тела от источника боли. На уровне спинного мозга осуществляются и сложные ритмические движения, например движения конечностей вперед-назад, характерные для ходьбы с одновременными реципрокными дви-

жениями на противоположной стороне тела или реципрокными отношениями между задними и передними конечностями у четвероногих животных. Все указанные программы спинного мозга могут приводиться в действие расположенными выше уровнями регуляции двигательной активности или затормаживаться, когда высшие уровни принимают контроль на себя.

УРОВЕНЬ РОМБОВИДНОГО МОЗГА

Ромбовидный мозг обеспечивает две функции в общей регуляции двигательной активности: (1) поддержание тонуса осевых мышц тела для обеспечения вертикального положения; (2) постоянное изменение степени тонического напряжения различных мышц в ответ на информацию от вестибулярного аппарата для поддержания равновесия тела.

УРОВЕНЬ МОТОРНОЙ ЗОНЫ

Моторная зона коры полушарий головного мозга обеспечивает большинство сигналов, идущих к спинному мозгу и инициирующих двигательную активность. Моторная зона функционирует частично путем подачи последовательных и параллельных команд, приводящих в действие различные двигательные программы спинного мозга.

Моторная зона может также изменить интенсивность различных программ или модифицировать их временные и другие характеристики. При необходимости кортикоспинальная система двигательного контроля может действовать в обход программ спинного мозга, заменяя их двигательными программами более высокого уровня из ствола мозга или коры полушарий большого мозга. Кортиковые программы обычно сложные, но им можно «обучиться», тогда как программы спинного мозга главным образом врожденные и жестко закрепленные.

Сопряженные функции мозжечка. Мозжечок функционирует вместе со всеми уровнями системы двигательного контроля. Мозжечок тесно связан со спинным мозгом и необходим для усиления рефлекса растяжения мышцы. Когда сокращающаяся мышца сталкивается с неожиданно тяжелой нагрузкой, сигнал этого рефлекса, передаваемый в мозжечок и обратно к спинному мозгу, значительно усиливает эффект сопротивления нагрузке рефлекса растяжения мышцы.

На уровне ствола мозга функция мозжечка обеспечивает плавность и непрерывность постральных движений (без патологических колебаний), особенно быстрых движений, необходимых для поддержания равновесия.

На уровне коры полушарий большого мозга мозжечок действует во взаимосвязи с корой и

обеспечивает многие вспомогательные двигательные функции, особенно придавая дополнительную мышечную силу для быстрого сокращения мышц в начале движения. Ближе к окончанию каждого движения *мозжечок* включает мышцы-антагонисты в точно определенный момент и с соответствующей силой, чтобы остановить движение в запланированной точке. Более того, все аспекты функционирования мозжечка по механизму «включение–выключение» могут в процессе жизненного опыта совершенствоваться.

Мозжечок функционирует совместно с корой полушарий большого мозга еще на одном уровне системы двигательного контроля: помогает программировать заранее мышечные сокращения, которые нужны для плавного перехода от текущего быстрого движения в одном направлении к следующему быстрому движению в другом направлении, причем все осуществляется в течение доли секунды. Нейрональный контур идет от коры полушарий большого мозга к латеральным зонам полушарий мозжечка и затем назад — к коре полушарий большого мозга.

Мозжечок функционирует в основном тогда, когда мышечные движения должны происходить быстро. Без мозжечка еще возможны медленные сознательные движения, однако кортикоспинальной системе двигательного контроля сложно доводить до конца быстрые, меняющиеся движения, предназначенные для достижения особой цели, или гладко переходить от одного быстрого движения к следующему.

Сопряженные функции базальных ядер. Базальные ядра участвуют в регуляции движений иным образом. Наиболее важные функции базальных ядер: (1) помощь коре в выполнении подсознательных *приобретенных двигательных программ*; (2) содействие планированию множественных как параллельных, так и последовательных программ, которые разум должен собрать вместе для достижения намеченной цели.

К двигательным программам, в которых участвуют базальные ядра, относят, например, бросание мяча, написание букв, печатание на клавиатуре. Базальные ядра также нужны для регулирования амплитуды движений при выполнении определенной двигательной программы, например, чтобы написать буквы мелко или очень крупно.

На еще более высоком уровне регуляции есть другой совместный нейрональный контур коры полушарий большого мозга и базальных ядер. Контур начинается с мыслительных процессов в коре и обеспечивает общую последовательность действий в ответ на каждую новую ситуацию, например планирование немедленной двигательной реакции в ответ на нападение или неожиданное нежное объятие.

ЧТО ПОБУЖДАЕТ НАС ДЕЙСТВОВАТЬ?

Что заставляет человека переходить от состояния покоя к активным действиям? Мы только начинаем изучать мотивационные системы головного мозга. Мозг имеет более старое ядро, расположенное ниже, впереди и латеральнее таламуса, включающее гипоталамус, миндалевидное тело, гиппокамп, область перегородки впереди гипоталамуса и таламуса и старые регионы таламуса и коры полушарий большого мозга. Действуя совместно, эти структуры иницируют большинство моторных и других функциональных активностей головного мозга. Совокупность данных структур называют *лимбической системой*. Мы подробно обсудим эту систему в [главе 59](#).

Библиография

Beckinghausen J, Sillitoe RV. Insights into cerebellar development and connectivity. *Neurosci Lett* 688:2, 2019.

Bostan AC, Strick PL. The basal ganglia and the cerebellum: nodes in an integrated network. *Nat Rev Neurosci* 19:338, 2018.

Bushart DD, Shakkottai VG. Ion channel dysfunction in cerebellar ataxia. *Neurosci Lett* 688:41, 2019.

Cerminara NL, Lang EJ, Sillitoe RV, Apps R. Redefining the cerebellar cortex as an assembly of non-uniform Purkinje cell microcircuits. *Nat Rev Neurosci* 16:79, 2015.

Chadderton P, Schaefer AT, Williams SR, Margrie TW. Sensory-evoked synaptic integration in cerebellar and cerebral cortical neurons. *Nat Rev Neurosci* 15:71, 2014.

De Zeeuw CI, Hoebeek FE, Bosman LW, et al. Spatiotemporal firing patterns in the cerebellum. *Nat Rev Neurosci* 12:327, 2011.

De Zeeuw CI, Ten Brinke MM. Motor learning and the cerebellum. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2015 Sep 1;7(9):a021683. doi: 10.1101/cshperspect.a021683.

Eidelberg D, Surmeier DJ. Brain networks in Huntington disease. *J Clin Invest* 121:484, 2011.

Elkhouzi A, Vedam-Mai V, Eisinger RS, Okun MS. Emerging therapies in Parkinson disease - repurposed drugs and new approaches. *Nat Rev Neurol* 15:204, 2019.

Gao Z, van Beugen BJ, De Zeeuw CI. Distributed synergistic plasticity and cerebellar learning. *Nat Rev Neurosci* 13:619, 2012.

Hallett PJ, Cooper O, Sadi D et al. Long-term health of dopaminergic neuron transplants in Parkinson's disease patients. *Cell Rep* 7:1755, 2014.

Hikosaka O, Kim HF, Amita H et al. Direct and indirect pathways for choosing objects and actions. *Eur J Neurosci* 49:637, 2019.

Okun MS. Deep-brain stimulation for Parkinson's disease. *N Engl J Med* 367:1529, 2012.

Sathyanesan A, Zhou J, Scafidi J, Heck DH, Sillitoe RV, Gallo V. Emerging connections between cerebellar development, behaviour and complex brain disorders. *Nat Rev Neurosci* 20:298, 2019.

Shepherd GM. Corticostriatal connectivity and its role in disease. *Nat Rev Neurosci* 14:278, 2013.

Ten Brinke MM, Boele HJ, De Zeeuw CI. Conditioned climbing fiber responses in cerebellar cortex and nuclei. *Neurosci Lett* 688:26, 2019.

Therrien AS, Bastian AJ. The cerebellum as a movement sensor. *Neurosci Lett* 688:37, 2019.

Ullsperger M, Danielmeier C, Jocham G. Neurophysiology of performance monitoring and adaptive behavior. *Physiol Rev* 94:35, 2014.

Zuccato C, Valenza M, Cattaneo E. Molecular mechanisms and potential therapeutic targets in Huntington's disease. *Physiol Rev* 90:905, 2010.