**Лекция 3 Психофизиология движения (4 часа).**

Двигательные единицы. Классификация движений. Уровни управления движениями по Бернштейну. Двигательные программы. Управление позой, управление локомоцией. Выработка новых двигательных навыков

У человека, как у всех млекопитающих, есть три типа *мышц*: скелетные (поперечно-полосатые), гладкие и сердечная. Скелетные мышцы проводят движение частей тела, гладкие — движение внутренних органов, сердечная — биение сердца. Строение этих типов мышц в существенной мере различается и полностью предопределяется их функцией.

Скелетные мышцы прикреплены с двух сторон к разным кос­тям и, сокращаясь, приводят их в движение. Исключение составляют мыш­цы глаз и языка, прикрепленные к кости только одним своим концом. Ске­летные мышцы состоят из множества волокон толщиной около 0,1 мм и длиной 300 мм каждое. Их называют *экстрафузальными волокнами* (fusus — веретено, *лат*.). При стимуляции электрическим током такое волокно со­кращается, причем длина его может измениться вдвое. Экстрафузальные мышечные волокна функционально связаны в двигательные единицы, ко­торые иннервируются одним альфа-моторным нейроном. Число волокон, входящих в одну двигательную единицу, зависит от функции мышцы. В глазных мышцах такие двигательные единицы могут включать десяток воло­кон, в мышцах пальцев рук — около 30, в мышцах ног — несколько тысяч.

Мышечно-суставные рецепторы называются *проприорецепторами*. Этот термин введен английским физио­логом Ч. Шеррингтоном для обоз­начения структур, посылающих информацию о собственных дви­жениях организма. Они поставляют в мозг информацию о положении мышц и суставов, что позволяет нам знать, где расположена определен­ная часть тела, не глядя на нее. К проприорецепторам относятся мы­шечные веретена, тельца Гольджи (в сухожилиях), тельца Пачини (в фас­циях, покрывающих мышцы, сухо­жилиях, связках). Все они являются механорецепторами. Тельца Пачини возбуждаются при действии давле­ния, мышечное веретено и тельца Гольджи — при растяжении. В каж­дом нерве, подходящем к мышце, до половины волокон являются аффе­рентными, несущими информацию от проприорецепторов. Поврежде­ние этих нервов вызывает нарушение координированной мышечной деятельности, несмотря на то, что дви­гательные нервы остаются интактными. Это свидетельствует о важности обратной связи от проприорецепторов для реализации поведения.

К *мышечным веретенам* подходят афферентные и эфферентные нервные волокна. Веретено состоит из нескольких поперечно-полосатых мышечных *интрафузальных* волокон, помещенных в соединительнотканную капсулу. Такое волокно представляет собой расположенную в центре ядерную сумку, окруженную с двух сторон сокращающимися участками. В ядерной сумке на­ходятся рецепторы в виде спиралевидных окончаний афферентных миелини­зированных волокон. К сокращающимся участкам подходит эффе­рентное гамма-волокно. Один конец веретена прикрепляется к сухожилию, второй — к экстрафузальному мышечному волокну. Мышечные веретена рас­полагаются параллельно экстрафузальным мышечным волокнам и меняют свое растяжение в зависимости от расслабления или сокращения мышцы.

Силу сокращения мышцы можно регулировать, стимулируя ее притоком импульсации по гамма-эфферентному волокну либо увеличивая число за­действованных двигательных единиц. Этот процесс вовлечения большого числа двигательных единиц называется *рекрутированием*. Тельца Гольджи при мышечном сокращении растягиваются, посылая об этом сигналы в ЦНС. Эти рецепторы менее чувствительны по сравнению с мышечными веретенами. Мышечные веретена возбуждаются и при сокра­щении, и при расслаблении, тогда как тельца Гольджи активируются толь­ко сокращением мышцы. Мышечные веретена дают информацию о длине мышцы, а тельца Гольджи — о величине ее растяжения.

Рефлекторный контроль движения

Чем выше на эволюционной лестнице стоит организм, тем явственней от­мечается *кортикализация* — передача тех или иных процессов под корко­вый контроль. Это в полной мере относится и к двигательной активности человека.

Спинной мозг обладает некоторой автономией, поскольку отдельные виды соматосенсорных стимулов вызывают ответы, опосредованные связя­ми только на уровне спинного мозга. Такие связи называются *спинальными рефлексами*. Примером может служить коленный рефлекс, который лег­ко продемонстрировать в положении «нога на ногу», для чего нужно легко ударить по сухожилию четырехглавой мышцы бедра чуть-чуть ниже колена. Это приводит к автоматическому сокращению мышцы и резкому поднятию ноги. Ответ возникает через 50 мс. Такой короткий латентный период сви­детельствует о том, что он не требует вмешательства полушарий головного мозга и ограничивается спинальным уровнем. Выделяют *простой моносина­птический* и *полисинаптический рефлексы*. Они различаются по количеству синапсов, участвующих в их осуществлении.

Моносинаптический рефлекс

Примером моносинаптического рефлекса может быть рефлекс растяжения мышцы, который называется *миотатическим*. Афферентный импульс от сенсорного нейрона мышечного веретена поступает через задний корешок спинного мозга к телу этого нейрона. Вторая ветвь биполярного нейрона составляет синапсы с альфа-моторными нейронами той же мышцы. Стиму­ляция от сенсорного волокна усиливает сокращение, а ее снижение приво­дит к расслаблению мышцы.

Степень уменьшения сократительных элементов веретена регулируется гамма-эфферентными нервными волокнами. Импульсы, приходящие по ним, сокращают интрафузальное волокно, что ведет к усилению импульсации афферентных волокон из ядерной сумки. Величина сокращения мы­шечного веретена под воздействием гамма-моторных волокон регулируется нейронами ретикулярной формации.

Импульсы, поступающие от мышечных веретен, облегчают возникно­вение рефлекторной реакции на данной стороне и тормозят сокращение мышцы-антагониста. Импульсы от рецепторов Гольджи оказывают проти­воположный эффект — облегчают рефлекторные реакции на противопо­ложной стороне и тормозят реакции ипсилатеральных мышц.

Сократительные элементы мышечных веретен всегда находятся в состо­янии некоторого тонуса, так как информация по гамма-эфферентам пос­тупает постоянно. Это обусловлено тем, что в расслабленном состоянии веретено менее чувствительно к регуляторному воздействию. Ответная им­пульсация афферентов тонизирует мотонейроны спинного мозга. Пропри­орецепторы обладают слабой способностью к адаптации.

Афферентация от мышечного веретена резко возрастает, если оно сокра­щается сильнее, чем экстрафузальные волокна. Это приводит к усилению сокращения всей мышцы. Если мозг посылает сигнал согнуть руку, активируются альфа- и гамма-нейроны. Под действием альфа-моторных нейронов мышца сжима­ется. При отсутствии какого-то сопротивления и экстрафузальные, и инт­рафузальные волокна двигаются одновременно. Если появляется некоторое сопротивление, например, из-за груза в руке, интрафузальные волокна со­кращаются сильнее и становятся короче, чем экстрафузальные. Сенсорный аксон начнет возбуждаться интенсивнее и вызовет к жизни моносинапти­ческий рефлекс. Усиливая активность гамма-мотонейронов, мозг сокраща­ет длину веретена и тем самым — опосредованно — всю мышцу.

Большая часть рефлексов является полисинаптическими, т. е. имеющи­ми как минимум два синапса. В этом случае в контроль движения включе­ны более высокие уровни управления.

Полисинаптический рефлекс

Спектр полисинаптических рефлексов широк: от простого отдергивания руки в момент укола до эякуляции семени в процессе полового акта. Над каждым из спинальных рефлексов выстраивается сложная иерархическая структура управления. Так, отдергивание руки может быть непроизвольным в случае неожиданной реакции, но осознанным напряжением воли человек способен затормозить этот рефлекс и пересилить боль. В первом случае об­наруживается спинальный рефлекс, во втором — осознанное действие при участии ряда корковых структур мозга.

Примером двусинаптического рефлекса может быть рефлекс изменения состояния мышцы. Афферентный аксон от тельца Гольджи определяет об­щее напряжение мышечного волокна. Тело этого нейрона лежит в задних корешках спинного мозга. Окончания с одной стороны находятся на тельце Гольджи, с другой — на интернейроне, располагающемся в сером вещест­ве спинного мозга. В свою очередь, интернейрон образует синаптическую связь с альфа-мотонейроном той же мышцы. В синаптическую щель этот интернейрон выделяет глицин и создает постсинаптический тормозный по­тенциал на мембране альфа-мотонейрона. Этот рефлекс снижает напряже­ние мышцы, если оно слишком велико, что позволяет сохранить связки и кости, к которым она прикреплена, и не дает человеку поднимать вес боль­ше того, на который рассчитана мышца.

Кортикальный контроль двигательной активности

Строение двигательных областей коры

Первичная моторная кора находится в прецентральной извилине, ростраль­нее Роландовой борозды. Исследования У. Пенфилда показали, что электрическое раздражение определенных точек этой области приводит к возникновению того или иного движения. Количество клеток моторной коры, управляющих различными мышцами, неодинаково: за контроль мышц лица и пальцев рук отвечает значительно больше нейро­нов, чем за контроль мышц спины. Размерам коркового представительства той или иной части тела соответствует тонкость и точность управления ее движением. В моторной коре обнаружено и большое количество нейронов, отвечающих на сенсор­ные воздействия. Именно поэтому ее электрическое раздражение в 25 % случаев ведет не только к сокра­щению мышц, но и к тому или ино­му ощущению. В этой области коры находятся гигантские пирамидные клетки Беца, длинные отростки ко­торых в составе пирамидного тракта достигают промежуточных и двига­тельных нейронов спинного мозга.

Ростральнее моторной коры на­ходится премоторная кора, зани­мающая шестое и восьмое поля по Бродману. Ее функция связана с планированием сложных движений. Сами планы реализуют­ся при участии моторной коры, ко­торая непосредственно управляет определенными движениями. Пре­моторная кора в свою очередь полу­чает входы от других ассоциативных областей, что позволяет с помощью самой разнообразной сенсорной информации создавать наиболее адекват­ные планы движений. Она получает сигналы от вестибулярного аппарата о положении тела, от слуховых, тактильных и зрительных рецеп­торов — о ситуации в целом, от париетальных областей — о пространстве, в котором осуществляется движение. Все это создает условия для максималь­но точного планирования двигательных реакций.

Дополнительная моторная область расположена на медиальной поверх­ности полушарий мозга. Диаметр ее не превышает 12 см. Здесь находится представительство мускулатуры различных частей тела.

Произвольная двигательная активность подчинена контралатеральному полушарному контролю. Поражение коры головного мозга в моторной об­ласти одного полушария ведет к параличу мускулатуры противоположной стороны тела. Восстановление ее функций происходит постепенно, причем дольше всего возобновляется способность производить мелкие движения.

Нервные пути, участвующие в реализации двигательной активности

Нейроны первичной моторной коры воздействуют на двигательную актив­ность посредством четырех нервных путей. Прямой контроль осуществля­ется через кортикоспинальный и кортикобульбарный пути, опосредованное влияние происходит через нервные тракты, берущие начало в стволе мозга.

Кортикоспинальный путь образован аксонами кортикальных нейронов, которые заканчиваются в сером веществе спинного мозга и непосредственно воздействуют на спинальные рефлексы. Наибольшее количество тел этих ак­сонов находится в моторной коре. Однако в составе этих путей имеются аксо­ны, тела которых расположены в теменной и височной долях, что позволяет коррегировать движения, используя разнообразную сенсорную информацию.

Эти аксоны идут через субкортикальное белое вещество и спускаются в продолговатый мозг. Там большая часть волокон переходит на противополож­ную сторону и нисходит в спинной мозг уже в составе латерального кортикос­пинального тракта. Оставшиеся волокна спускаются вниз по ипсилатерально­му отделу спинного мозга в составе вентрального кортикоспинального тракта.

Латеральный и вентральный кортикоспинальные тракты отличаются не только наличием или отсутствием перекреста на уровне ствола мозга, но прежде всего типом нейронов, аксоны которых их составляют.

Аксоны латерального кортикоспинального тракта берут начало от ней­ронов тех областей моторной коры, которые отвечают за движение рук и ладоней. Они контролируют моторные нейроны вентральных рогов серого вещества спинного мозга, управляющих движением мышц пальцев, пред­плечья, плеча. Вентральный кортикоспинальный тракт состоит из аксонов нейронов, расположенных в областях первичной моторной коры, контролирующей мышцы туловища. Они спускаются до соответствующих сегментов спинно­го мозга по той же стороне, а затем на уровне этого сегмента ветвятся, давая отростки на обе стороны спинного мозга.

Кортикобульбарный путь получил название по конечным пунктам, огра­ничивающим его начало и конец. Волокна этого пути на уровне продолгова­того мозга переходят на противоположную сторону и заканчиваются на мо­торных ядрах пятого, седьмого, десятого и двенадцатого черепномозговых нервов (тройничного, лицевого, вагуса, языкоглоточного); следовательно, составляющие его аксоны контролируют движения мышц лица и языка.

Еще два нервных пути начинаются в стволе головного мозга и заканчива­ются в сером веществе спинного мозга. Это вентромедиальный и руброспи­нальный тракты, которыми кора управляет косвенно. Вентроме­диальный тракт включает в себя вестибулоспинальный, тектоспинальный и ретикулоспинальный тракты. Аксоны этих путей контролируют моторные нейроны в вентромедиальной части серого вещества спинного мозга, кото­рые отвечают за движения тела и проксимальных мышц конечностей.

Тела нейронов вестибулоспинального тракта расположены в вестибуляр­ных ядрах, а тектоспинального тракта — в верхних отделах четверохолмия. Они координируют движения головы и тела с движениями глаз, что позво­ляет человеку видеть стабильную картину окружающего мира несмотря на то, что изображение на сетчатке постоянно меняется из-за перемещения головы и туловища. Тела нейронов ретикулоспинального тракта находятся в ядрах ствола и ретикулярной формации среднего мозга. Эти нейроны уп­равляют некоторыми автоматическими функциями: тонусом мышц, дыха­нием, кашлем, чиханием. Они также включены в контроль стереотипного поведения, обычно не контролируемого корой, например, хождения и бега.

Руброспинальный тракт начинается в красном ядре сред­него мозга. Оно получает информацию из моторной коры и мозжечка. Ак­соны этого тракта формируют синапсы в тех сегментах спинного мозга, ко­торые управляют движениями верхних и нижних конечностей.