

# СОВРЕМЕННАЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ: ОТ МОЛЕКУЛ К СОЗНАНИЮ

## Нейрофизиология движения

доцент Б.В.Чернышев  
кафедра высшей нервной деятельности  
биологический факультет МГУ

[b\\_chernysh@mail.ru](mailto:b_chernysh@mail.ru)

*“All mankind can do is to **move**  
things...  
Whether whispering a syllable or  
felling a forest”*  
*Charles Sherrington*



Чарлз Шеррингтон  
(Charles Scott Sherrington)  
1857-1952



Рене Декарт  
(René Descartes)  
1596–1650



Ответная реакция организма по принципу отражения.  
Представления Декарта легли в основу **рефлекторной теории**, доминировавшей в науке более 300 лет подряд (до середины XX в.)



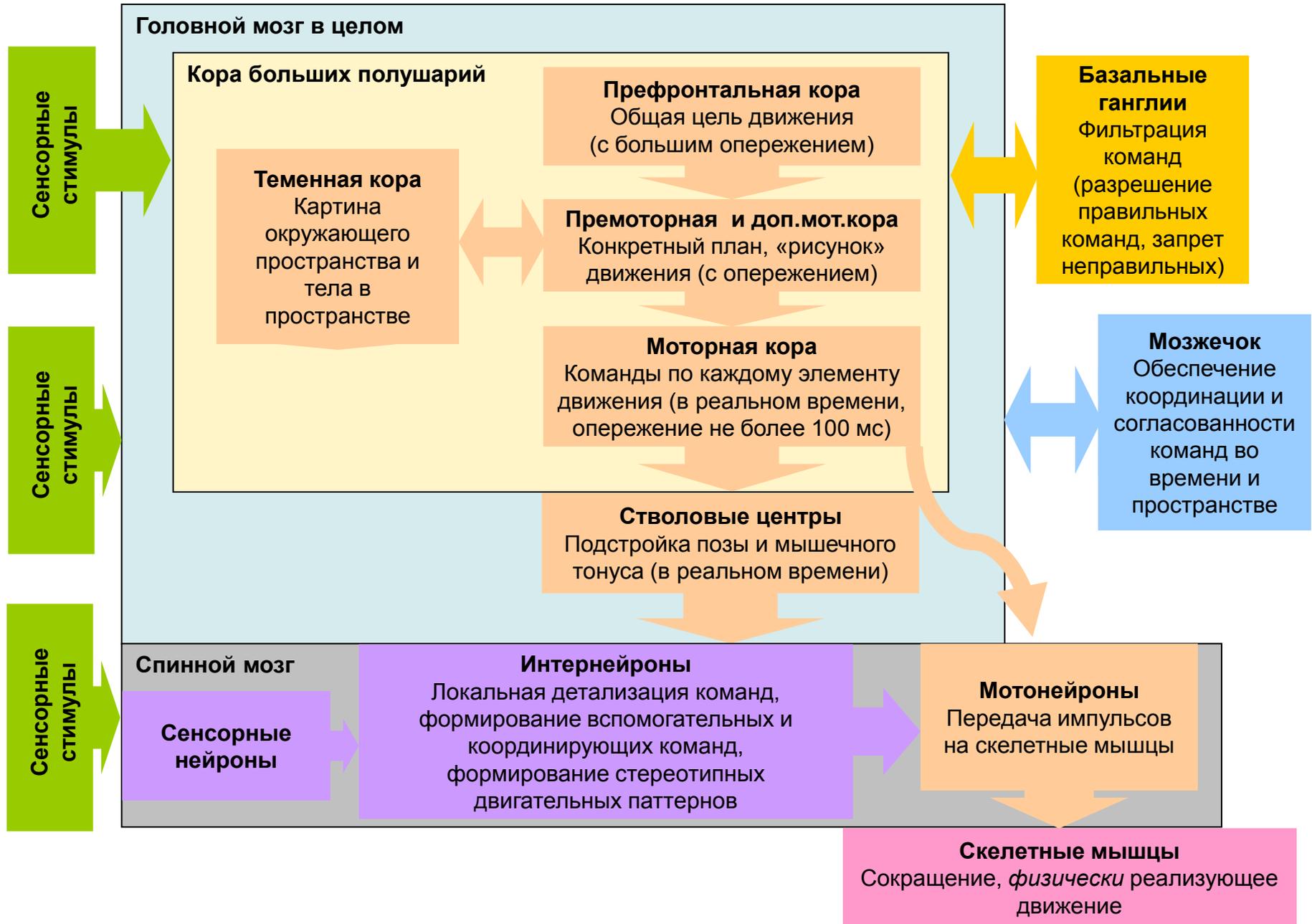
Николай Александрович  
Бернштейн  
(1896-1966)

Н.А.Бернштейн выдвинул **принцип активности** (т.е. совершения двигательных актов на основе внутренней двигательной программы) в противопоставлении **принципу реактивности** (т.е. рефлекторного выполнения движения непосредственно в ответ на стимул).

Согласно этим представлениям, автоматическое выполнение движения в ответ на стимул является лишь частным случаем двигательной активности, в то время как в подавляющем большинстве случаев организм спонтанно формирует собственную двигательную программу.

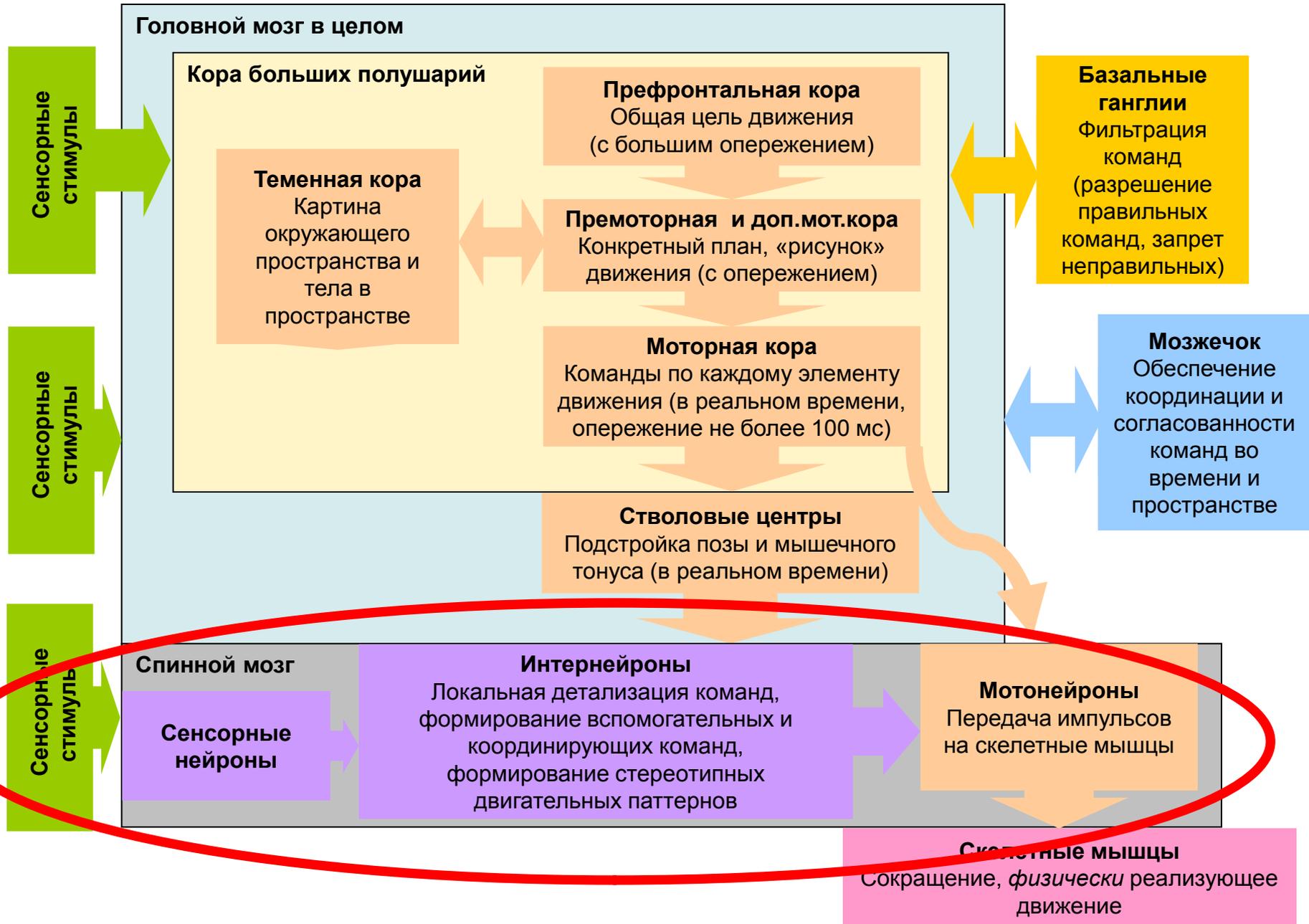
# Иерархическая и параллельная организация двигательных систем

# Общая логическая схема управления движениями



# Спинной мозг

# Общая логическая схема управления движениями

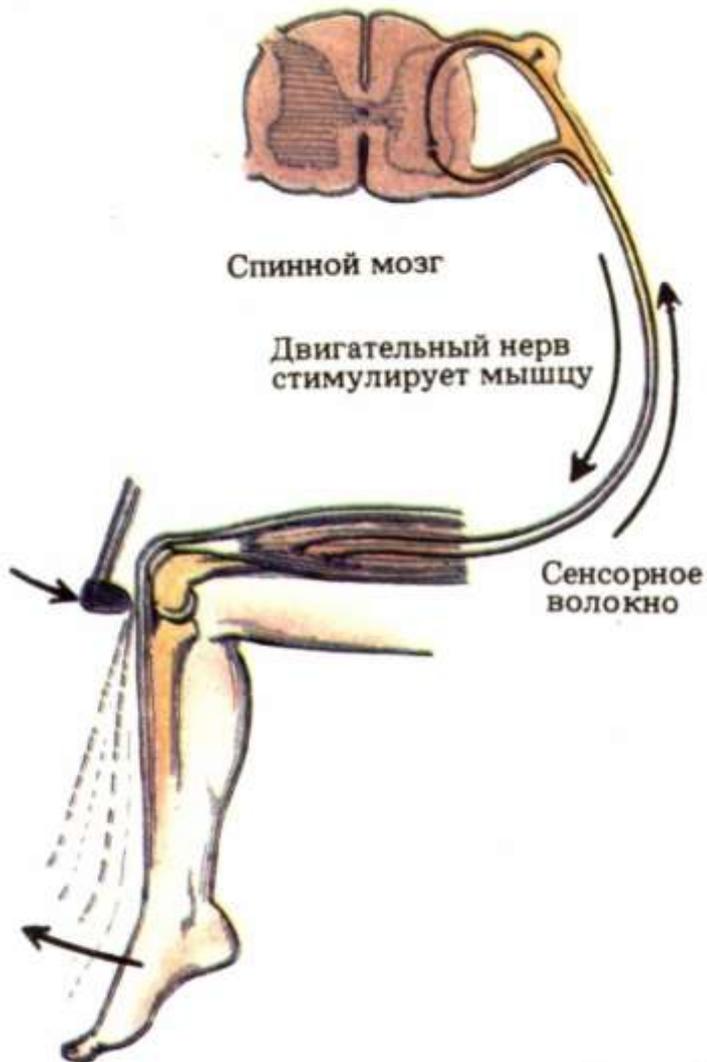


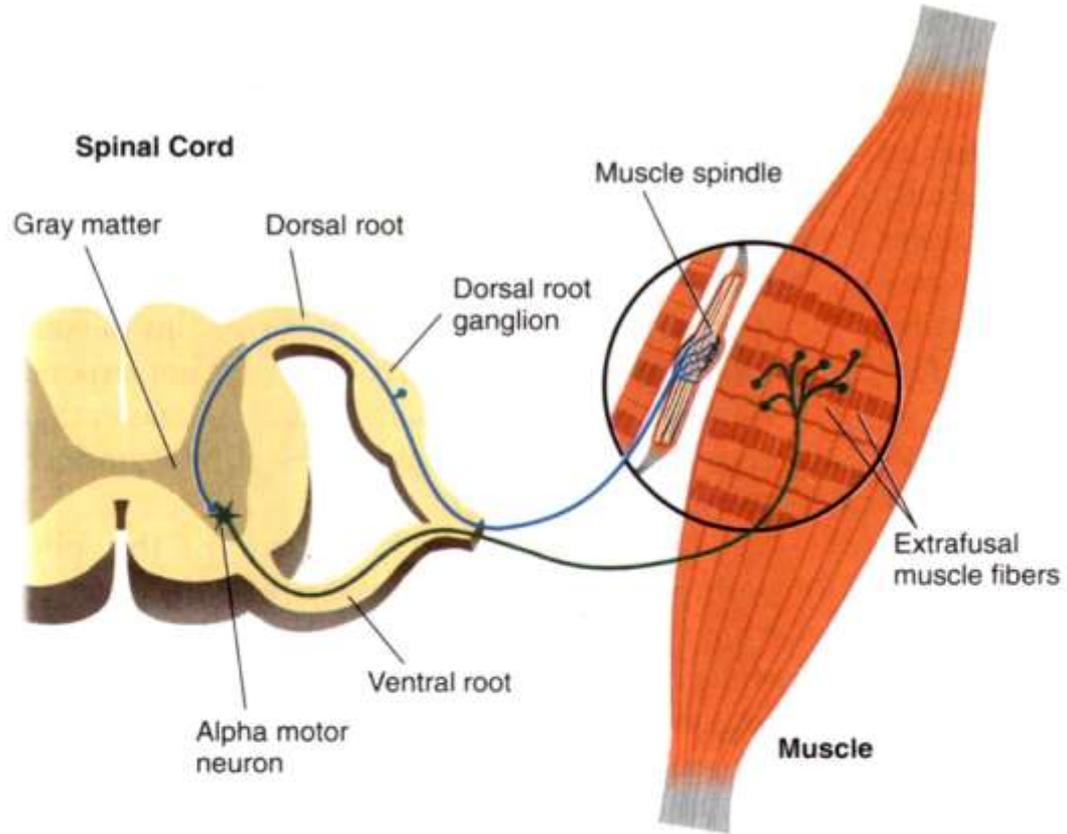
## Закон Белла-Мажанди:

центробежные (двигательные) нервные волокна выходят из спинного мозга в составе **передних** корешков, а **центростремительные (чувствительные)** волокна вступают в спинной мозг в составе **задних** корешков.

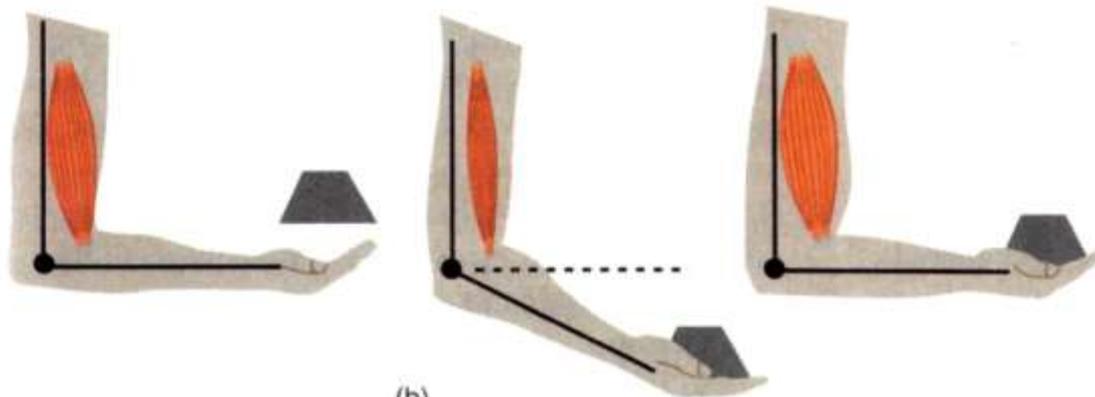
**Коленный рефлекс** – пример **рефлекса на растяжение** - простейшей реакции, обеспечиваемой спинным мозгом.

Рефлекс на растяжение состоит в том, что при растяжении мышцы она сокращается





(a)



(b)

Рефлекс на  
растяжение



Роль рефлекса на растяжение в поддержании равновесия



По силе коленного рефлекса врач может судить о тоне нервной системы пациента.

## Спинной мозг содержит нейронные сети, позволяющие:

- выполнять координированные реакции на внешние стимулы (рефлексы: *рефлекс на растяжение, сгибательный* и др.).
- осуществлять автономную двигательную активность (локомоция, поддержание тонуса и др.)
- детализировать центральные двигательные команды, поступающие из головного мозга
- обеспечивать мгновенную коррекцию силы движения

# Нейрофизиологические механизмы локомоции

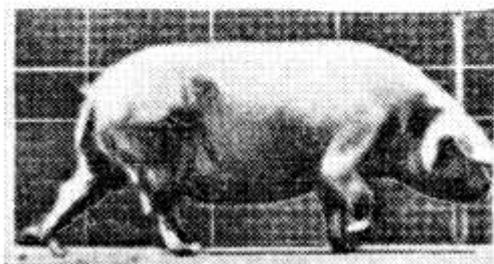
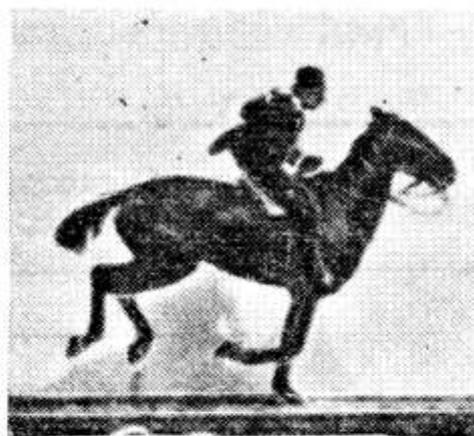
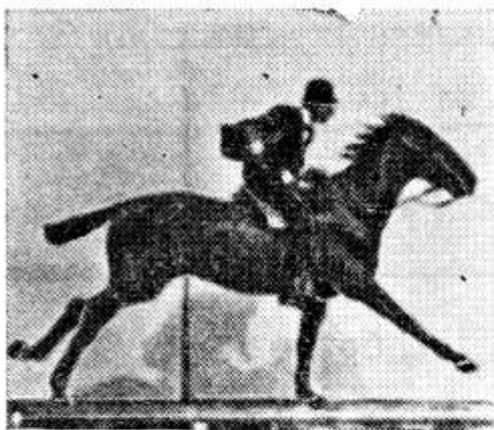
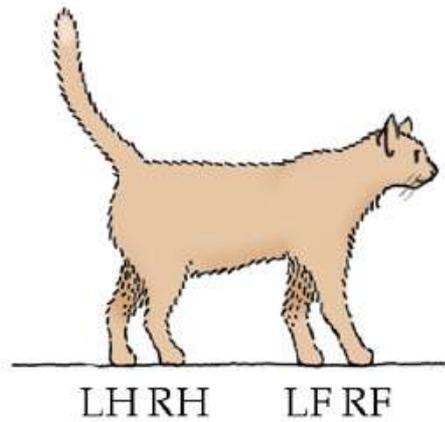
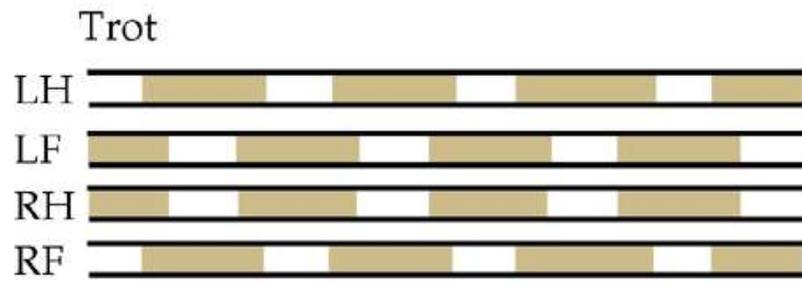
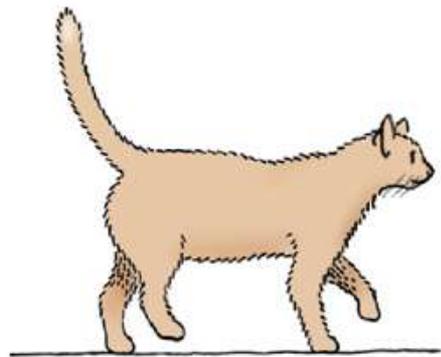


Рис. 21.1. Последовательные фотоснимки лошади при быстром галопе и медленно передвигающейся свиньи. Впервые получены Мейбриджем в 1878 г. (Muybridge, republ. 1957.)

Серии фотографий получали в 1878 г. (!) с помощью набора из десятков фотоаппаратов, выставленных в ряд



Limbs move  
in sequence  
LH → LF → RH → RF

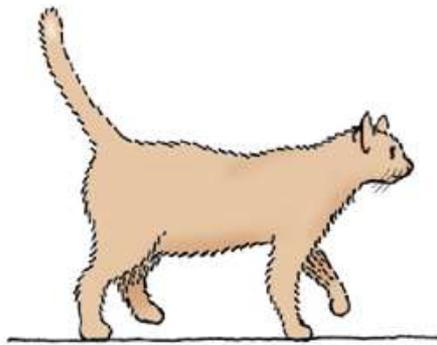


Two opposite legs  
on ground (LH, RF)  
and off ground  
(LF, RH)

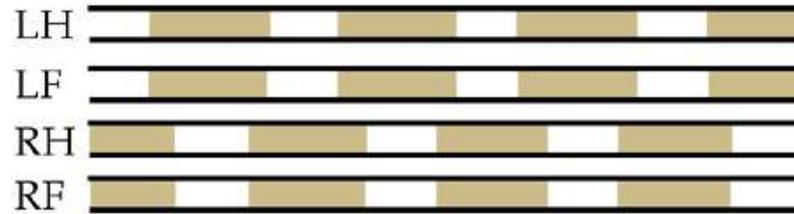
Time →

© 2001 Sinauer Associates, Inc.

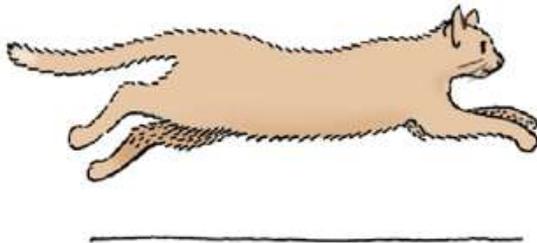
Различные паттерны локомоции у четвероногого животного: шаг и рысь. Фаза переноса показана светлыми участками линии, фаза опоры – темными.



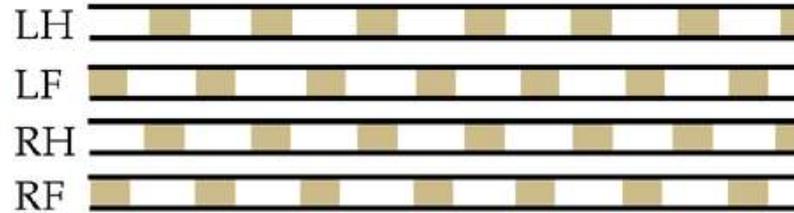
Pace



Both legs on same side on ground or off ground



Gallop



Both hindlegs or both front legs off ground, or all four legs briefly

Time →

© 2001 Sinauer Associates, Inc.

Различные паттерны локомоции у четвероногого животного: **иногодь и галоп**. Фаза переноса показана светлыми участками линии, фаза опоры – темными.

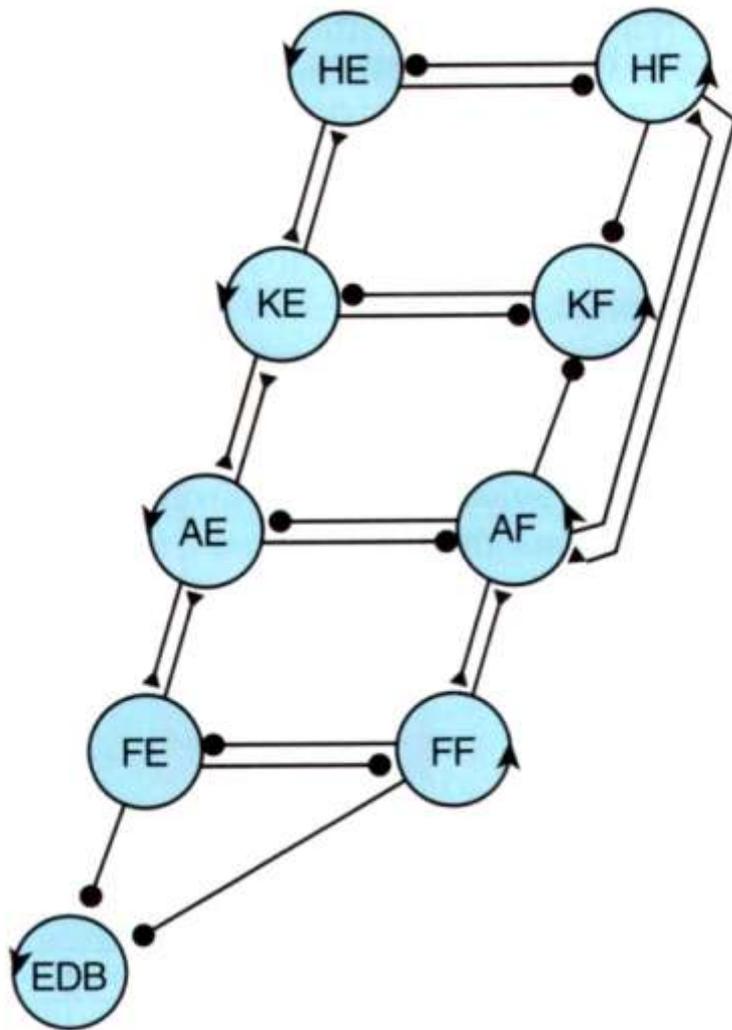


FIGURE 31.10 Scheme for multijoint coordination within a single limb using a mosaic of oscillators. Individual oscillators control extension and flexion at the hip (HE, HF), knee (KE, KF), ankle (AE, AF), and foot (FE, FF), as well as dorsiflexion of the toe by an intrinsic foot muscle (EDB). Changes in the strength of the interconnections between oscillators allow a variety of gaits. Excitatory connections are represented by triangles and inhibitory connections by filled circles. Reproduced from Grillner.<sup>89</sup>

Весь необходимый механизм координации мышц при ходьбе и беге обеспечивается спинным мозгом. На рисунке - гипотетическая схема работы **генератора локомоции** как комплекса взаимосвязанных осцилляторов, каждый из которых отвечает за свою мышцу.

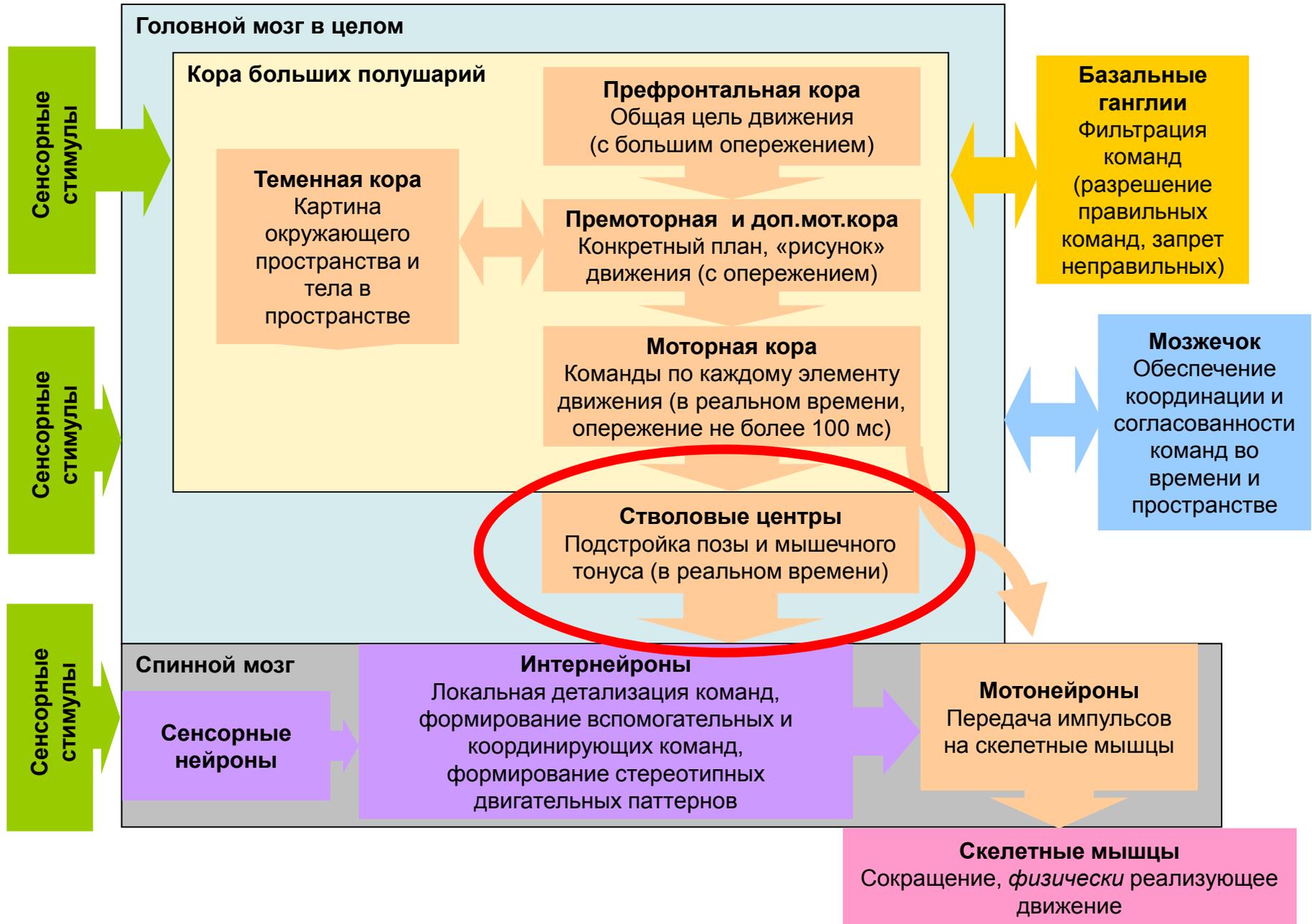
Головной мозг лишь обеспечивает сигнал для начала движения и корректирует ходьбу/бег в соответствии с конкретными условиями (наличие препятствий, скользкая поверхность и т.п.)



**FIGURE 28.2** Some animals are comparatively mature when they are born. Ten minutes after the calf of the gnu, a buffalo-like antelope, is born it is able to track its mother in a gallop. This means that the postural and locomotor systems are sufficiently mature to allow the young calf to generate these complex patterns of motor coordination at birth. There is thus little time to calibrate the motor system after birth and obviously no time for learning. Courtesy of Erik Tallmark.

# Двигательные системы ствола мозга

# Общая логическая схема управления движениями



# Основные двигательные системы ствола мозга

## Ретикулярная система

- регуляция тонуса
- опережающая коррекция позы
- запуск локомоции
- и др

## Вестибулярная система

- регуляция тонуса
- коррекция позы на основе обратной связи
- и др.

## Красное ядро

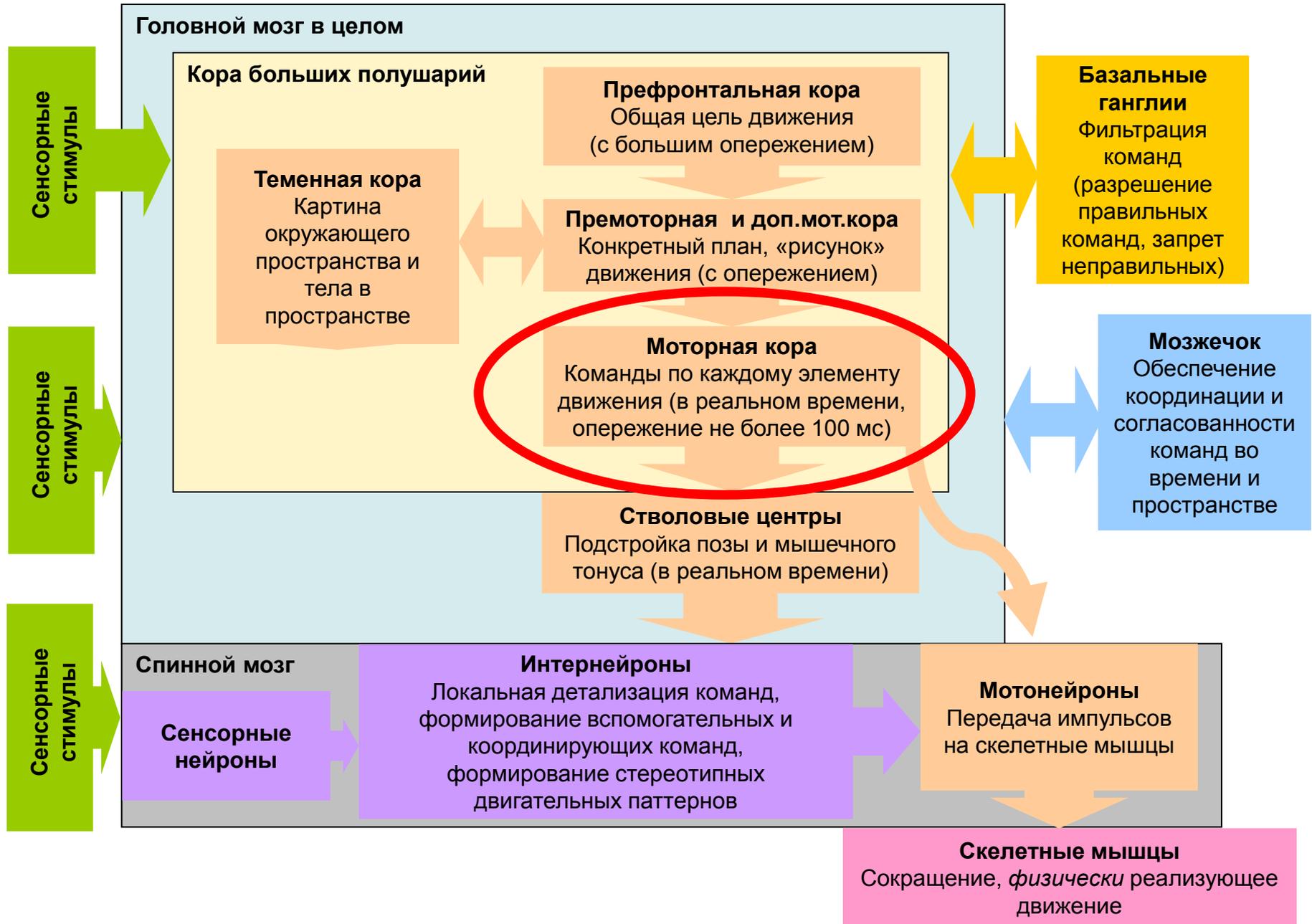
- управление произвольными движениями совместно с моторной корой

# Моторные области коры больших полушарий



Первичная моторная кора М1

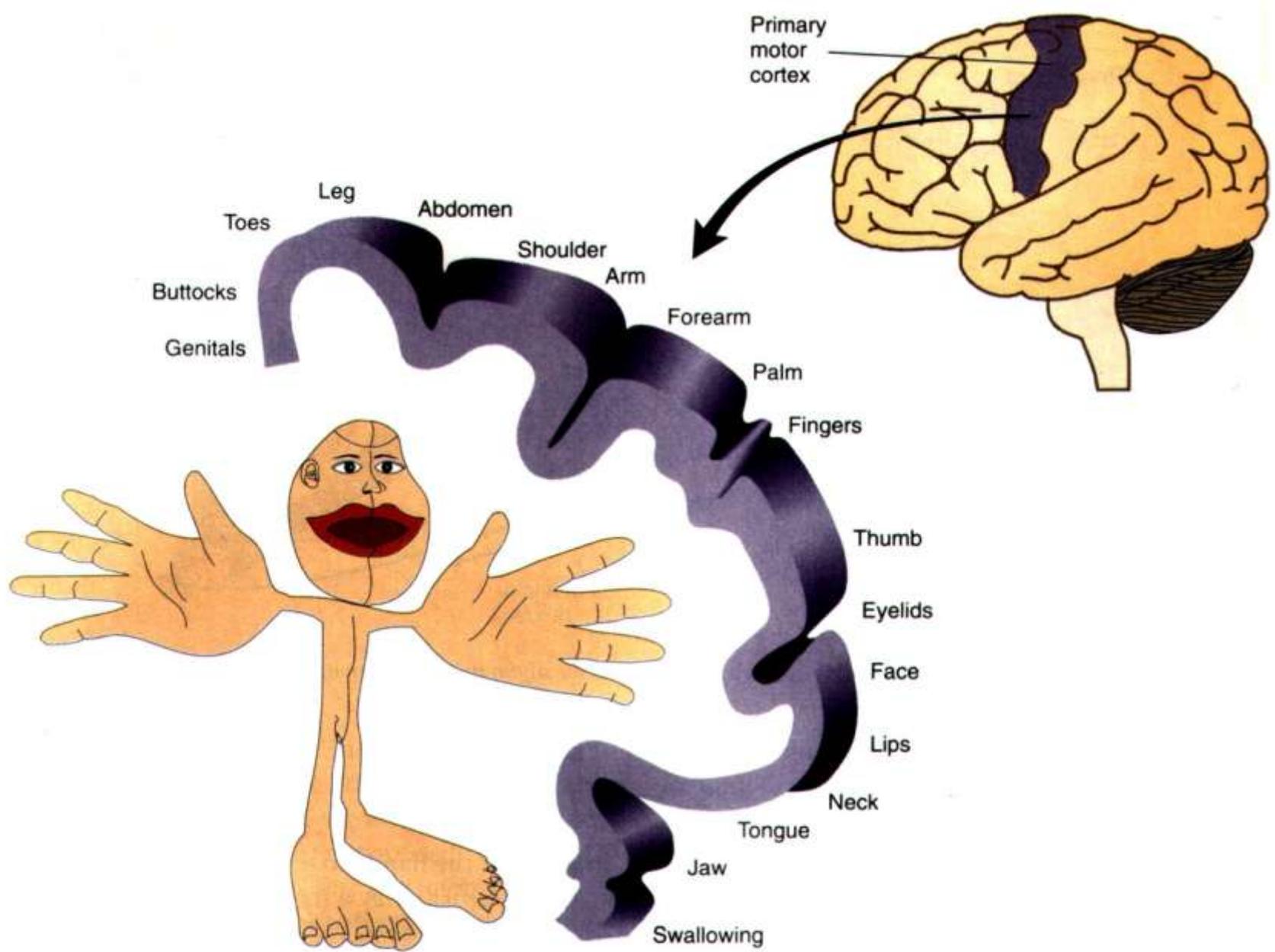
# Общая логическая схема управления движениями



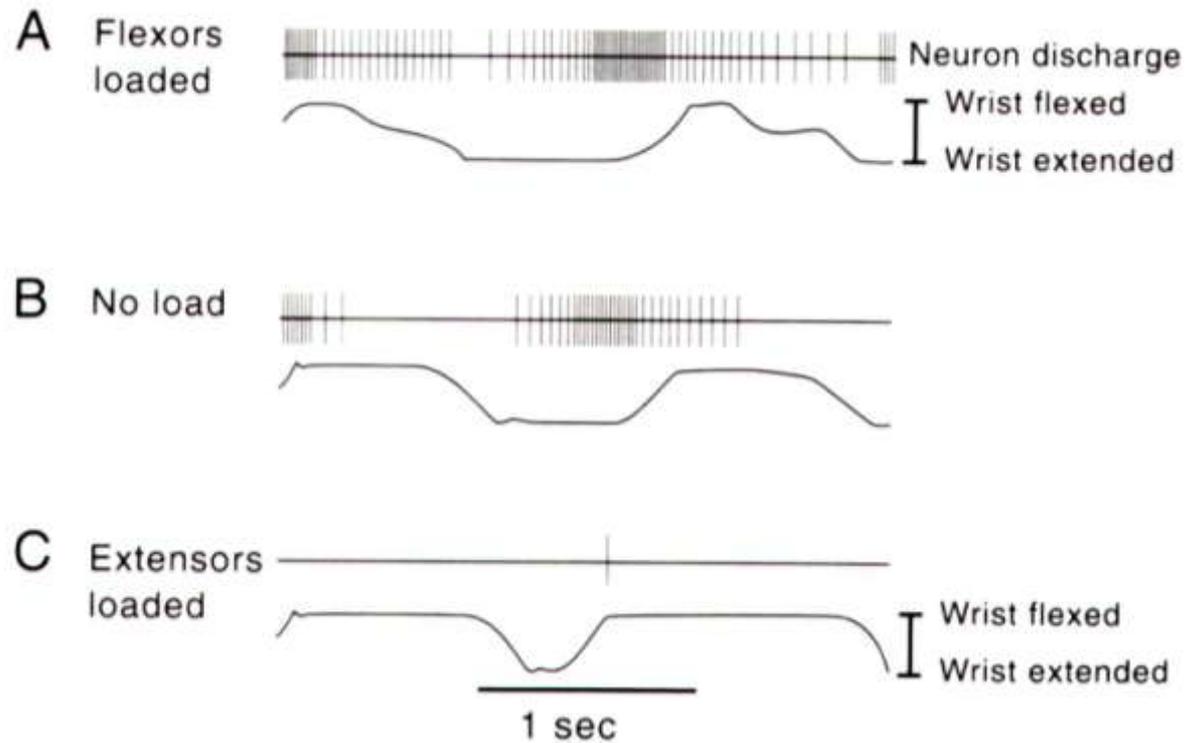
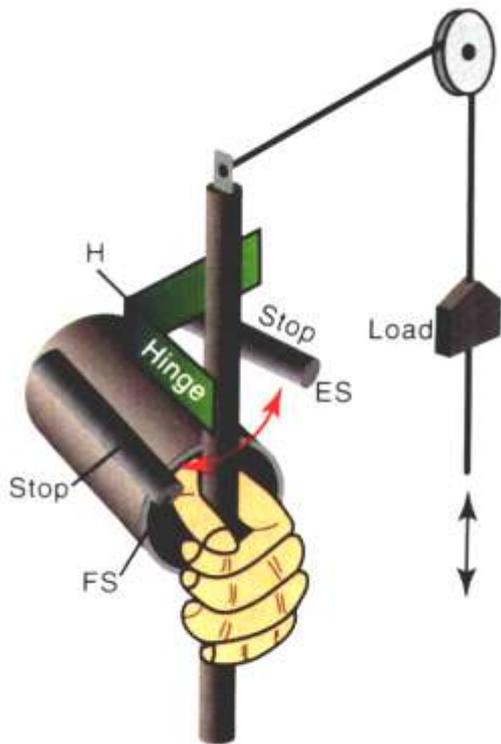
## **Первичная моторная кора (M1, поле 4)**

непосредственно кодирует сокращения мышц и сгибание в суставах, а также осуществляет коррекцию силы движения на основе соматосенсорной информации.

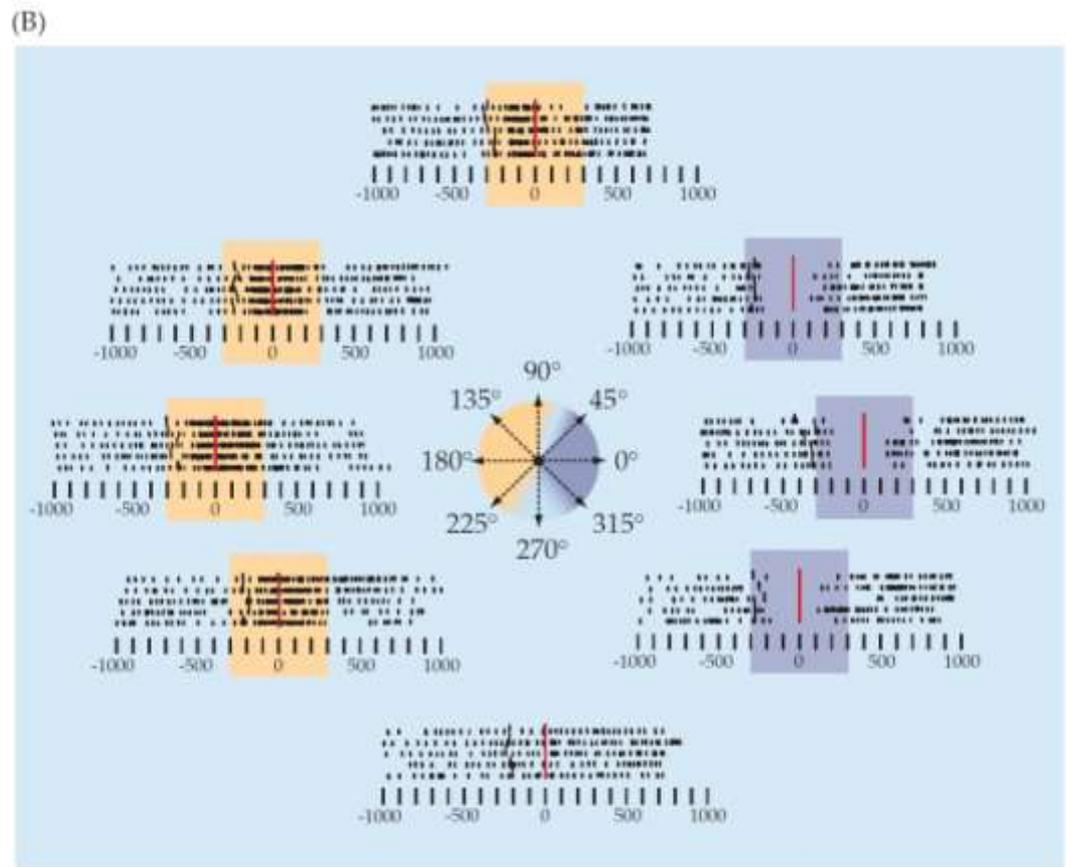
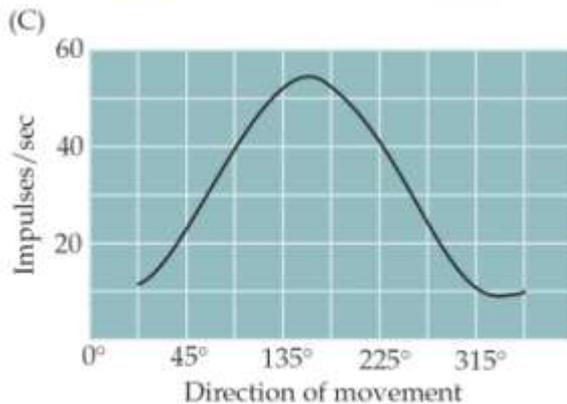
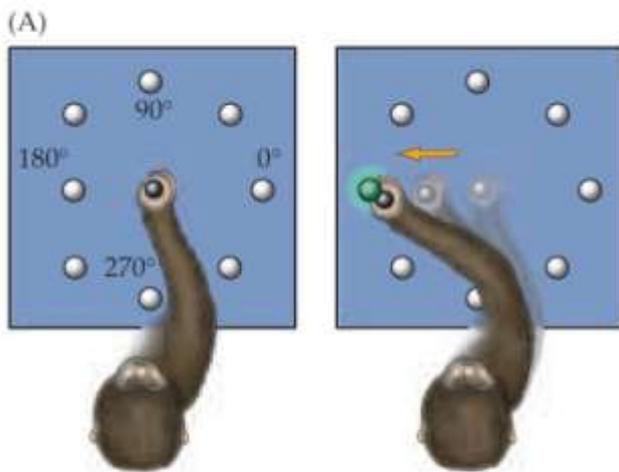
При ее поражении наступает практически невосполнимый паралич произвольных движений соответствующей части тела.



Соматотопическая организация первичной моторной коры

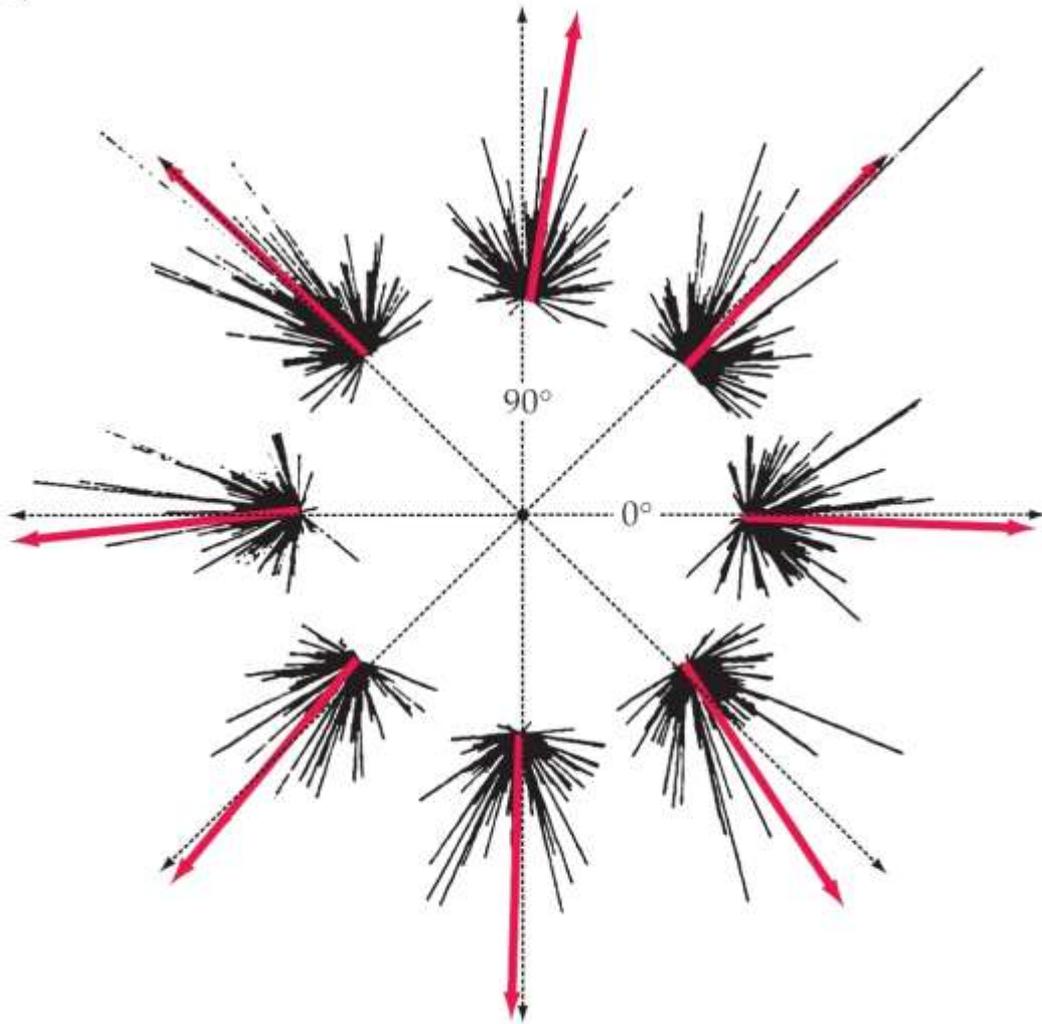


Нейроны первичной моторной коры кодируют **направление, силу и скорость** движения (с опережением около 100 мс)



**Популяционное кодирование** в первичной моторной коре: каждый нейрон в отдельности кодирует очень широкий диапазон направлений движения

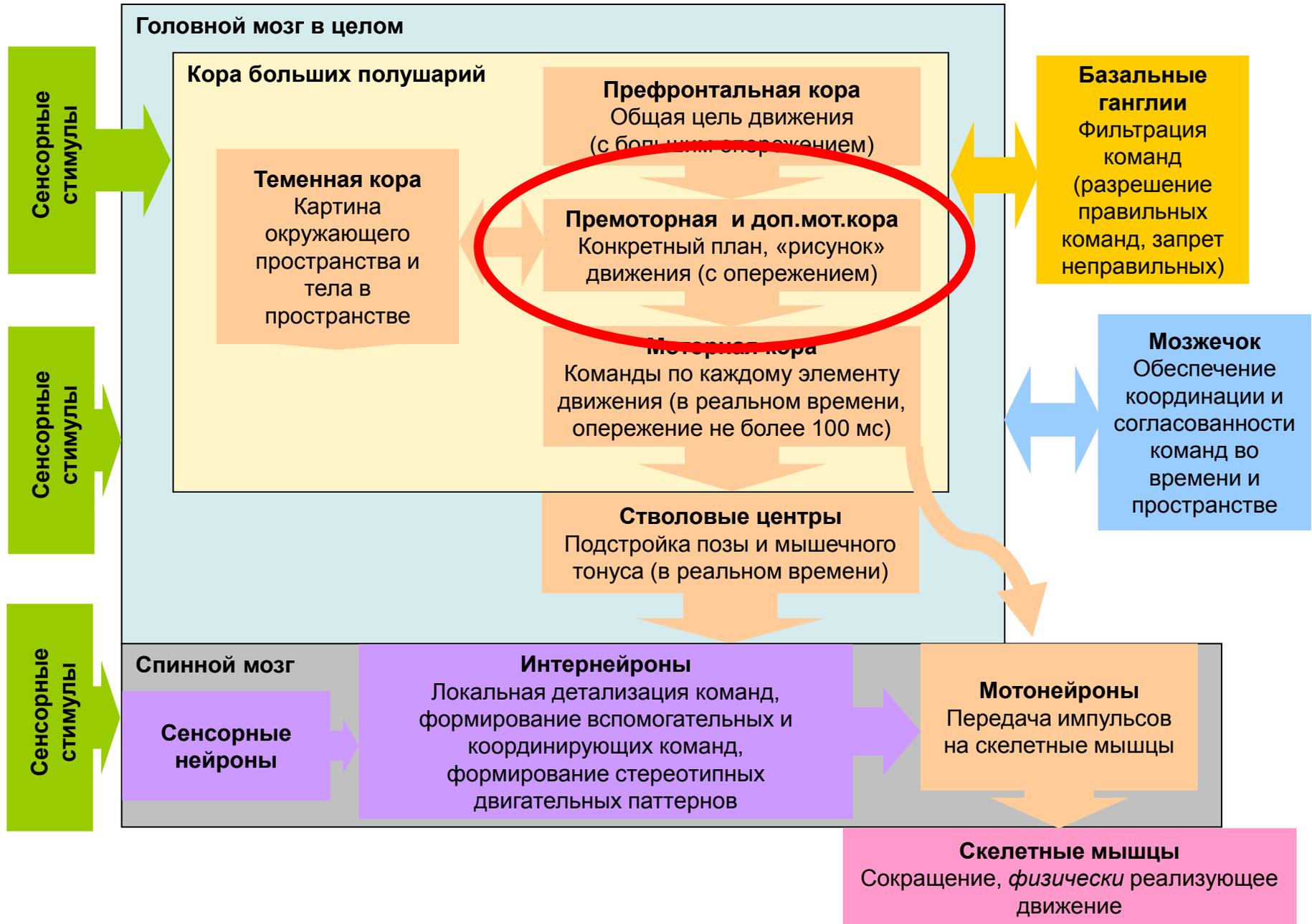
(D)



**Популяционное кодирование** в первичной моторной коре: каждый отдельный нейрон не обеспечивает приемлемой точности, однако векторная сумма «предпочитаемых» направления для совокупности множества нейронов точно соответствует направлению движения.

# Премоторная и дополнительная моторная кора

# Общая логическая схема управления движениями

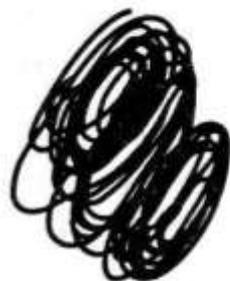


**Премоторная кора** (вентролатеральная часть поля 6) связана с **планированием структуры произвольных движений, инициируемых зрительными, соматосенсорными и прочими стимулами.**

**Дополнительная моторная кора** (дорсомедиальная часть поля 6) связана с **планированием произвольных движений (по внутреннему побуждению), с мысленным представлением движения.**

Опережение может составлять до 1 секунды при движении по внутреннему побуждению.

Активация дополнительной моторной коры возникает раньше осознания намерения движения, что ставит под вопрос существование осознанной свободы воли.



Круг  
а



Цифра 2  
б



Цифра 5  
в

**Элементарные персеверации** при поражении преmotorной коры

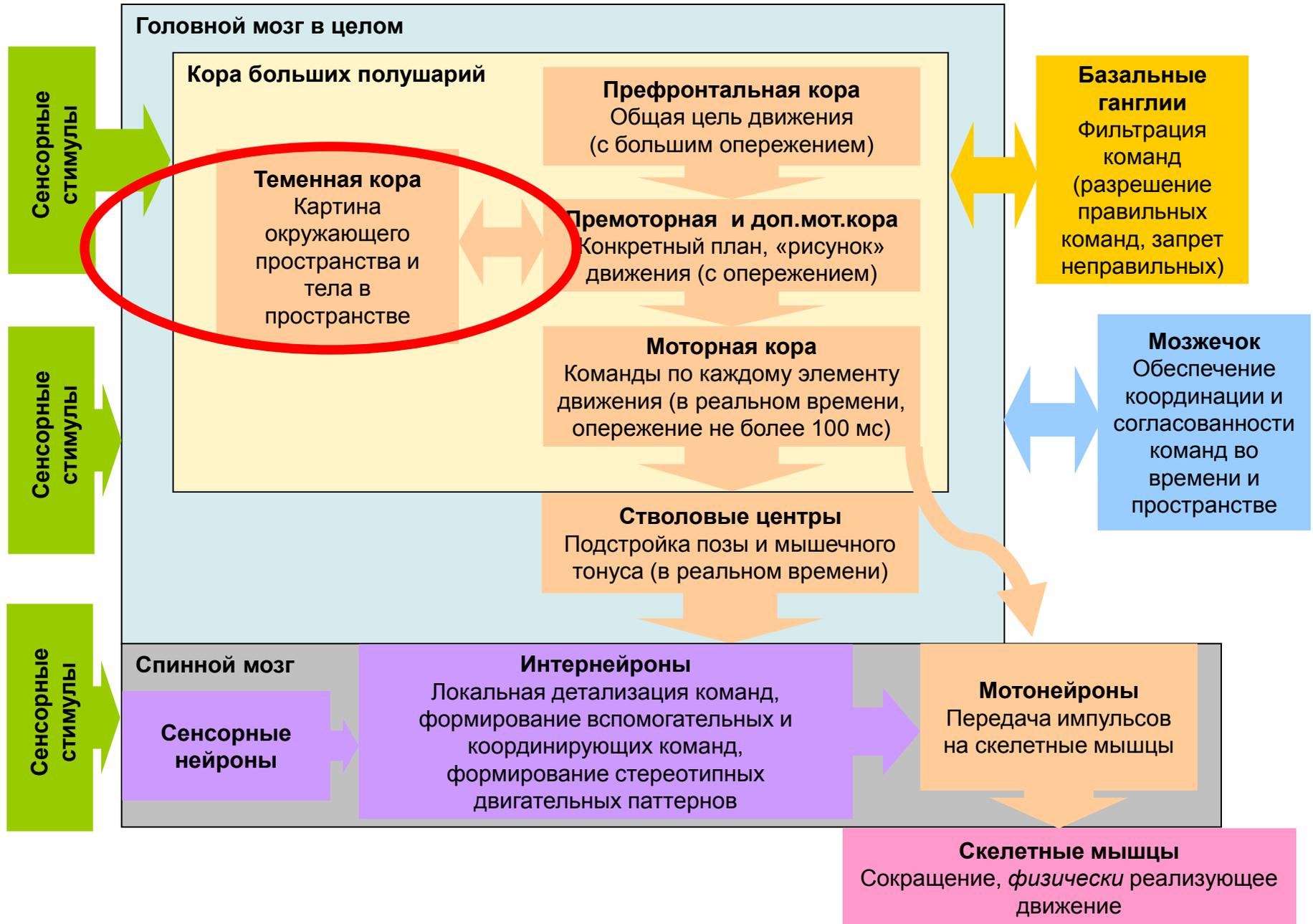
По А.Р.Лурия, 1963

**Апраксия** (апракси́я: а - отрицание + греч. praxis - дело, способность) - неспособность осуществлять определенные произвольные движения при отсутствии паралича или потери чувствительности. Апраксия рассматривается как следствие разрушения программы, или "памяти", в которой фиксирована последовательность движений, необходимая для осуществления какого-либо действия.

Различные виды апраксии преимущественно связаны с повреждениями **премоторной области лобных долей, теменной области** и др.

# Заднетеменные области коры

# Общая логическая схема управления движениями



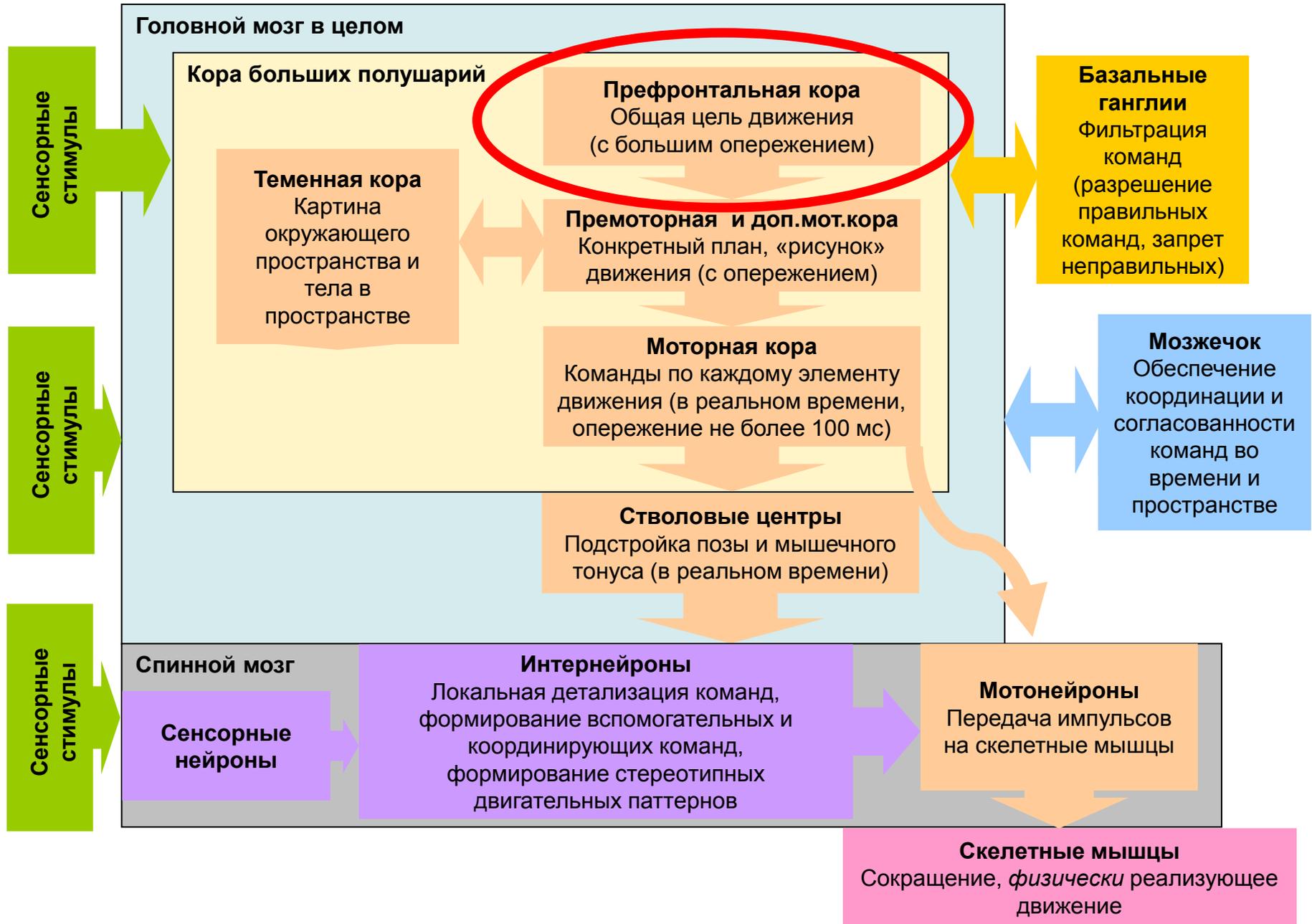
**Заднетеменные** области лобной коры участвуют в планировании и построении движений *совместно с премоторными областями* и тоже развиты у человека значительно сильнее, чем у животных.

Заднетеменные области обеспечивают восприятие расположения объектов в пространстве (в том числе здесь заканчивается дорсальный поток зрительной системы!), пространственное внимание (выделение важных объектов в пространстве) и др.

Поражения заднетеменных областей ведут к нарушениям пространственного внимания, неспособности правильно построить движение в пространстве.

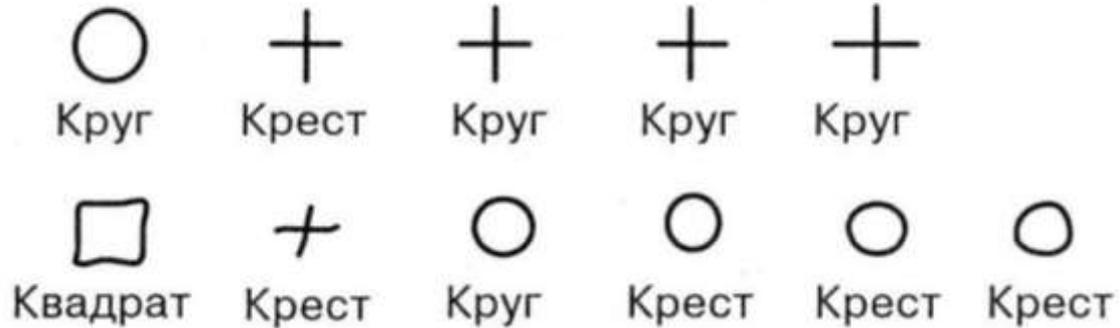
# Префронтальные области коры

# Общая логическая схема управления движениями



## Персеверации

При поражении **премоторных** областей коры повторения возникают на уровне простых элементов движения (например, многократное прочерчивание одной линии фигуры), а при поражении **префронтальных** областей может повторяться законченное целостное движение (например, рисование законченной фигуры). В реальности поражения мозга часто захватывают и премоторные, и префронтальные области одновременно.



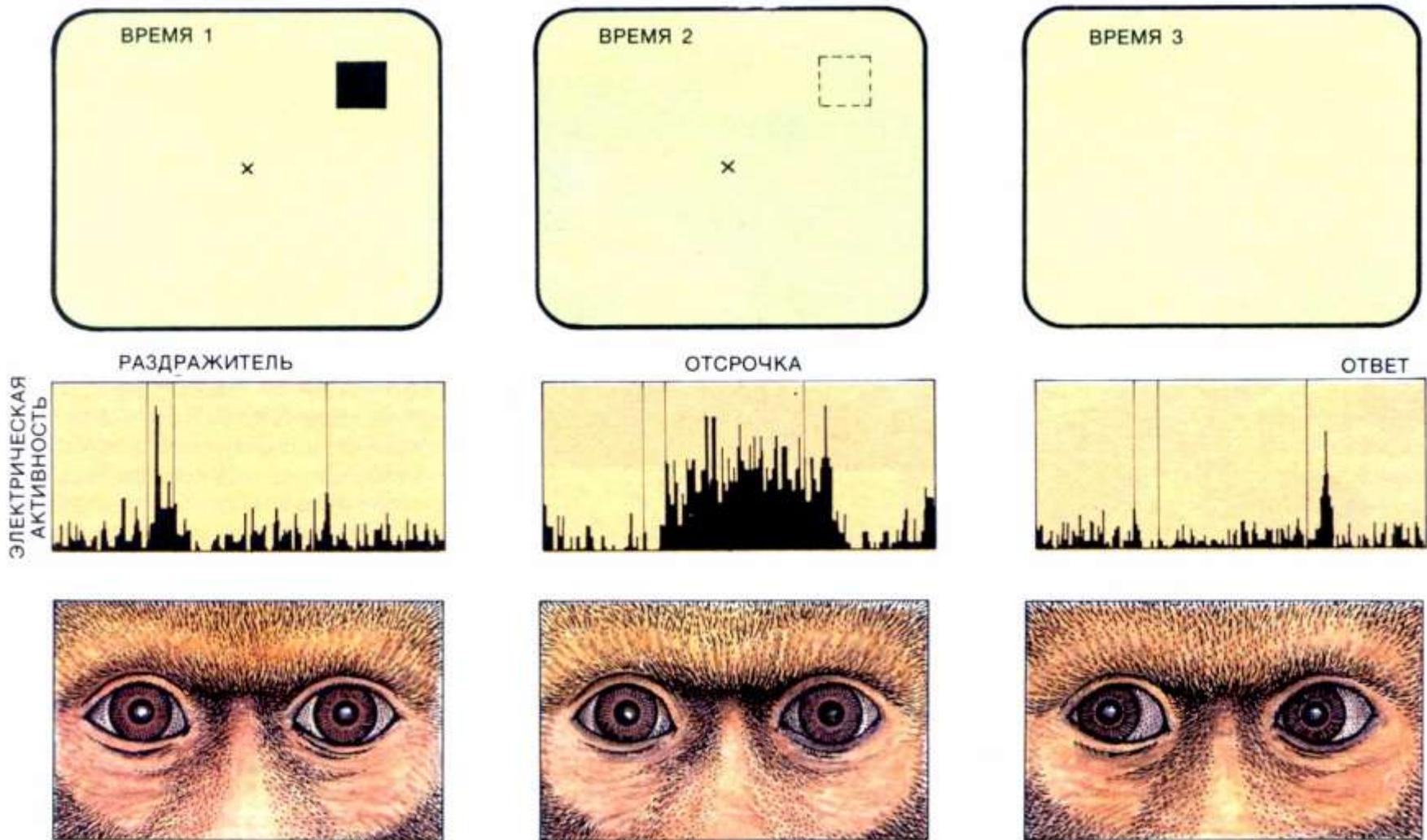
**Системные perseverации** при поражении префронтальной коры.

По А.Р.Лурия, 1963

**Префронтальные** области лобной коры обеспечивают планирование целостной деятельности и развиты у человека намного сильнее, чем у животных.

Префронтальная кора играет основную роль в обеспечении **рабочей памяти** (которая необходима для планирования действий).

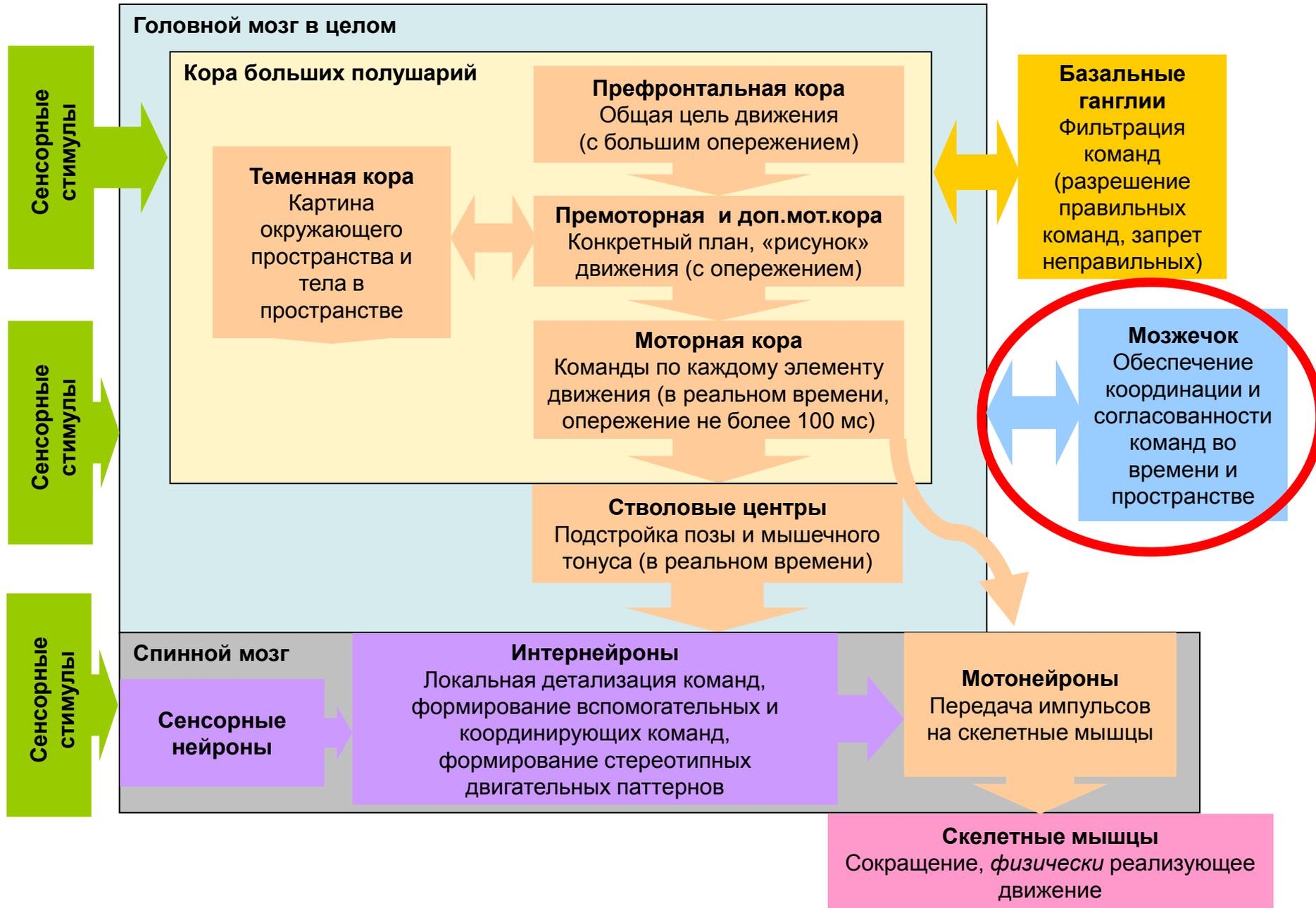
Поражения префронтальных областей могут проявляться в **апатии, безынициативности, импульсивности**, стертости и уплощенности эмоций.



**Реакции нейронов префронтальной коры в эксперименте с отсроченным ответом.** Когда обезьяна фиксирует взор на центральном пятне, на экране (слева) вспыхивает и затем исчезает цель. Во время длящейся несколько секунд отсрочки обезьяна хранит об этой цели «мысленную» память (в центре). Когда центральное пятно исчезает, животное переводит взгляд туда, где появлялась цель (справа). Некоторые нейроны префронтальной коры реагируют на появление цели, другие сохраняют о ней «мысленную» память, а третьи разряжаются, подготавливая двигательный ответ.

Мозжечок

# Общая логическая схема управления движениями



Pineal gland (epiphysis)

Connecting duct  
third to fourth  
ventricle (cerebral  
aqueduct)

Cerebellum

Midbrain  
(mesen-  
cephalon)

Pons

Bulb  
(medulla  
oblongata)

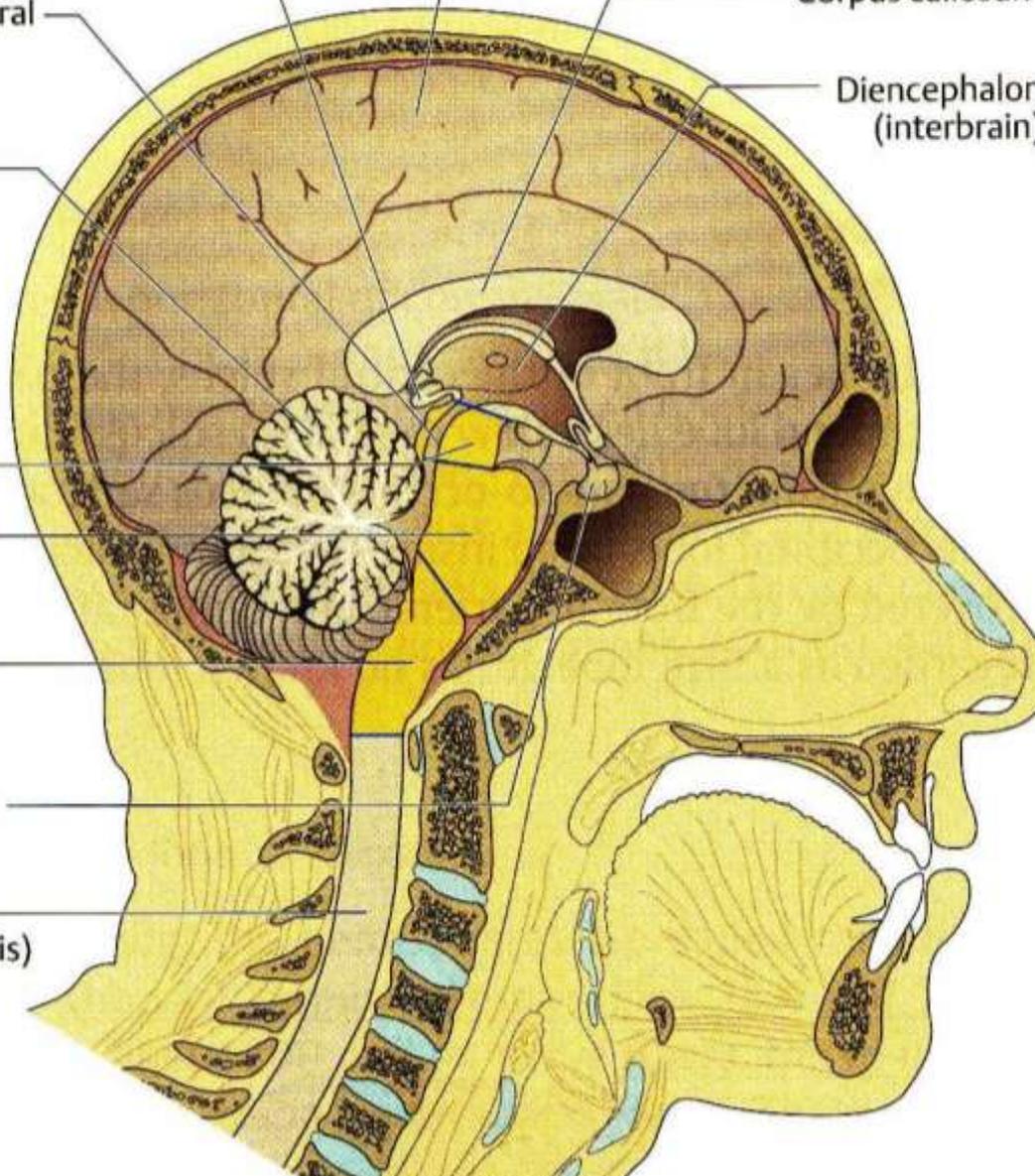
Pituitary gland  
(hypophysis)

Spinal cord  
(medulla spinalis)

Cerebral hemisphere  
(telencephalon)

Corpus callosum

Diencephalon  
(interbrain)



Функция **мозжечка** состоит в обеспечении **точности, плавности, координированности, оптимальности и экономичности** движений.

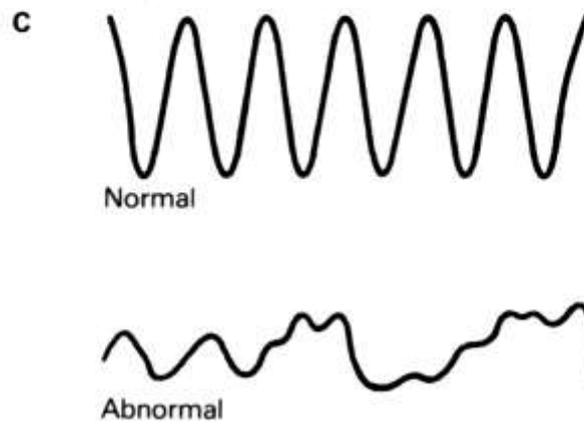
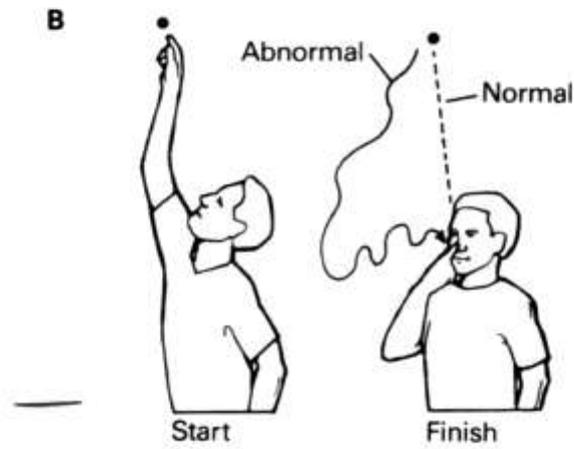
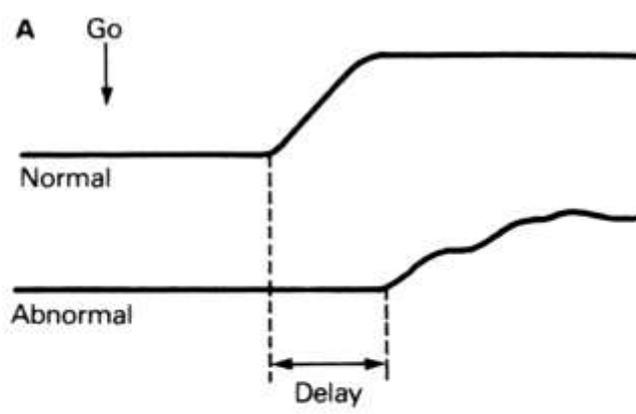
При поражении мозжечка движение совершается с задержкой, распадется на отдельные несогласованные элементы, становится неуклюжим и неточным.

**Атаксия** нарушение координации, порядка движений - нарушение позы и равновесия при стоянии, неспособность удержать вытянутые вперед руки на постоянной высоте при закрытых глазах; неспособность правильно выполнять чередование движений.

**Асинергия** - отсутствие дополнительных содружественных движений при выполнении двигательного акта. Например, при попытке ходить больной заносит ногу вперед, не переместив центра тяжести, и это приводит к падению назад; при попытке сесть без помощи рук из положения лежа изолированно сокращаются сгибатели бедра, ноги поднимаются вверх, и больной не может подняться.

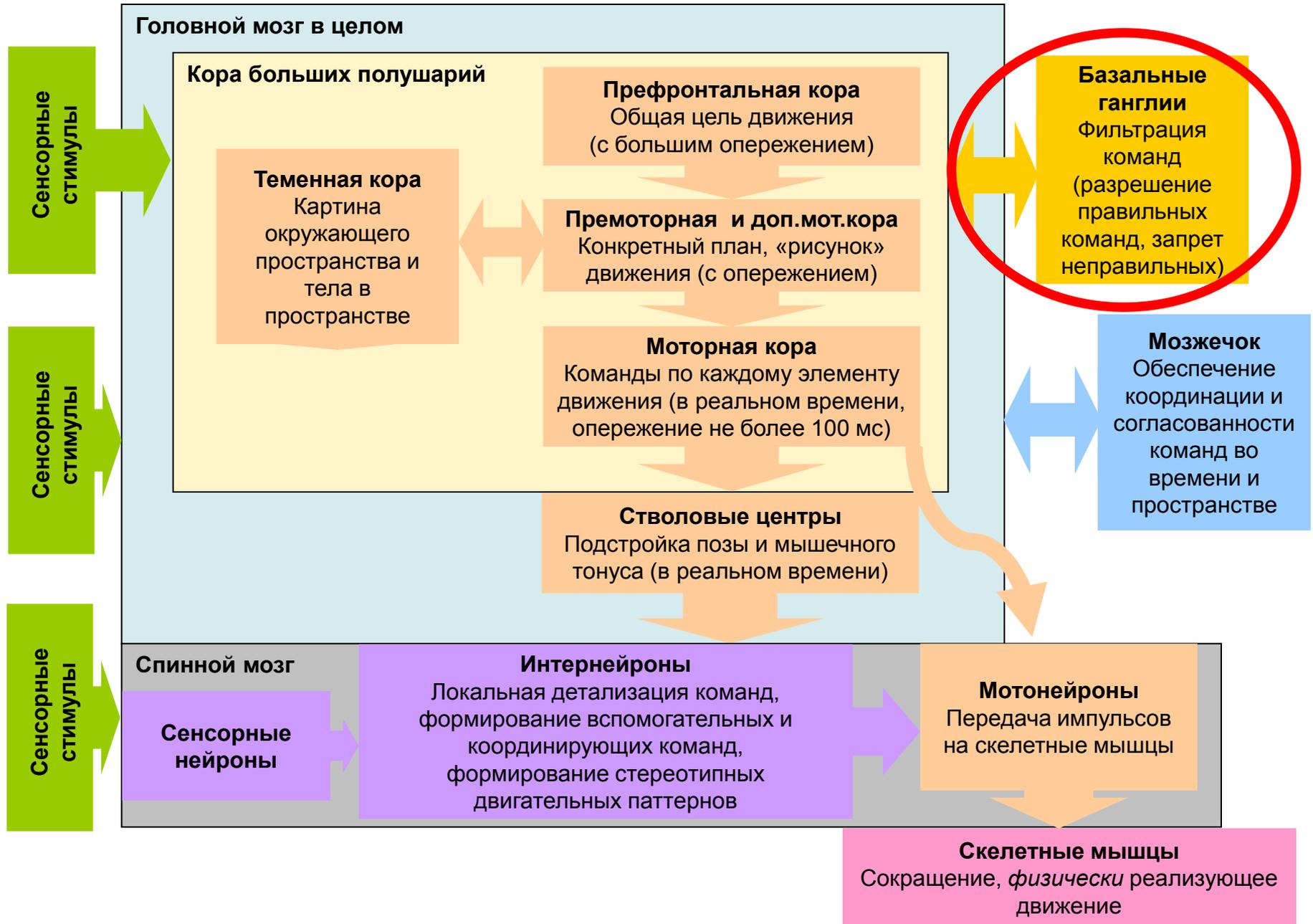
**Дисметрия** - проявляется при совершении целенаправленных движений, когда конечность либо не достигает цели (гипометрия), либо проносится мимо нее (гиперметрия).

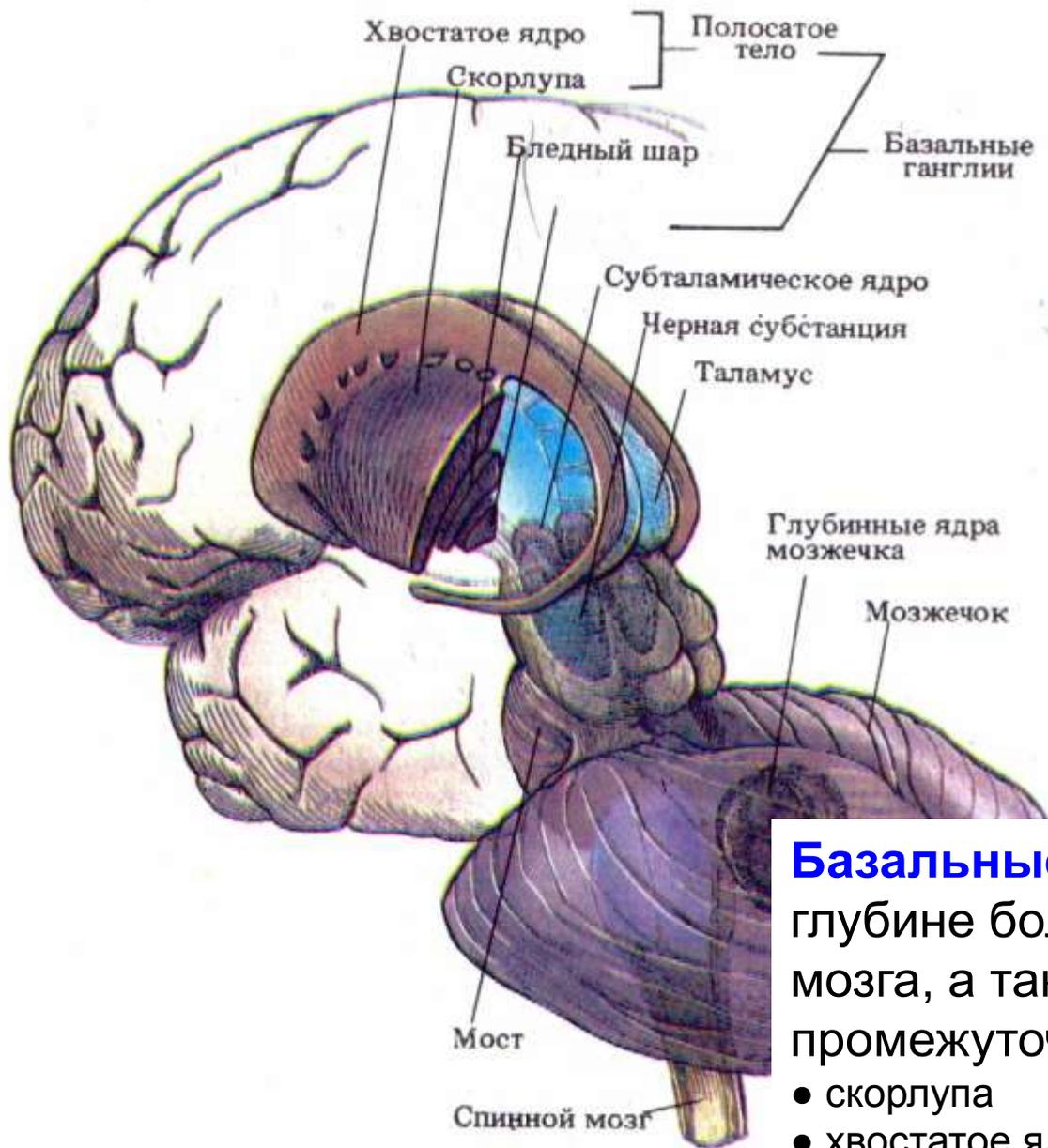
**Тремор** (особенно **интенционный тремор** – при выполнении движения).



# Базальные ганглии

# Общая логическая схема управления движениями





**Базальные ганглии** расположены в глубине больших полушарий головного мозга, а также отчасти в промежуточном мозге и среднем мозге:

- скорлупа
- хвостатое ядро
- бледный шар
- субталамическое ядро (= ядро Льюиса)
- черная субстанция (= черное вещество)

Функция **базальных ганглиев** в целом состоит в **фильтрации моторных команд** (как составной части процесса принятия решения): с их помощью высокоуровневые зоны коры могут запретить («наложить вето») или разрешить выполнение того или иного движения.

При поражении различных отделов базальных ядер наблюдается **либо недостаток движений** (**гипокинезия** - склонность к неподвижности, замедленность движений, трудность начать движение, вплоть до **акинезии** – практически полного отсутствия произвольных движений, застывание в различных позах), **либо избыток движений** (возникают неконтролируемые бессмысленные движения - **гиперкинезия**).

## Болезнь Паркинсона

Причина: дегенерация дофаминергических nigrostriарных нейронов (расположенных в компактной части черной субстанции и дающих проекции в хвостатое ядро и скорлупу)

Симптомы :

**Акинезия** - снижение объема движений, включая:

- Замедленность движений
- Трудность завершить одно движение и/или начать другое
- Задержка перед началом движения

**Тремор покоя**, ригидность



Пациент с болезнью Паркинсона.

## Болезнь Хентингтона

Наследственное заболевание. Прогрессирует и ведет к смерти.

Причина: дегенерация хвостатого ядра и скорлупы.

Основным симптомом является **хорея** (от греческого слова "хорос" - танец), при которой на фоне мышечного гипертонуса совершаются быстрые отрывистые неконтролируемые движения в непредсказуемой последовательности (**гиперкинезия**)



Больные хореей Хенгтингтона

# Схема тела

**Схема тела** является **внутренней моделью тела**.

Она осуществляет следующие основные функции:

**1.** Определение границ «я» и «не-я»

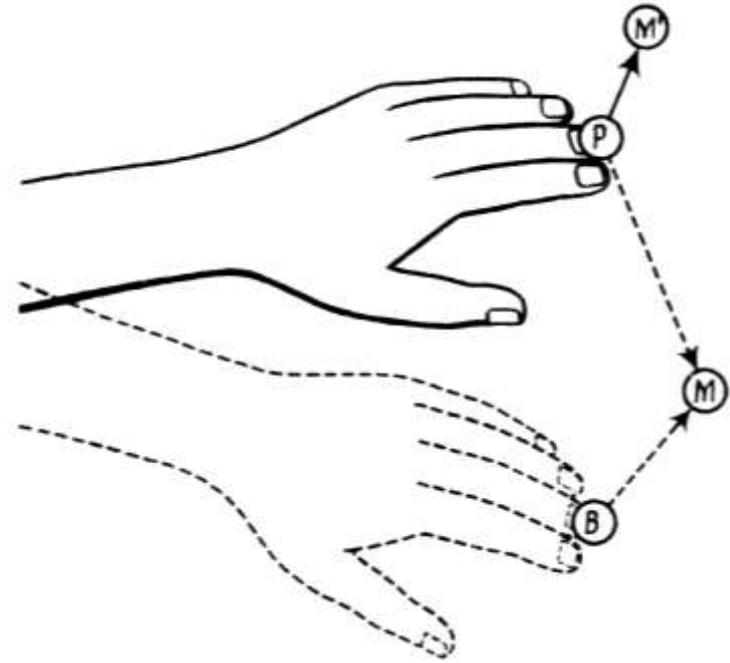
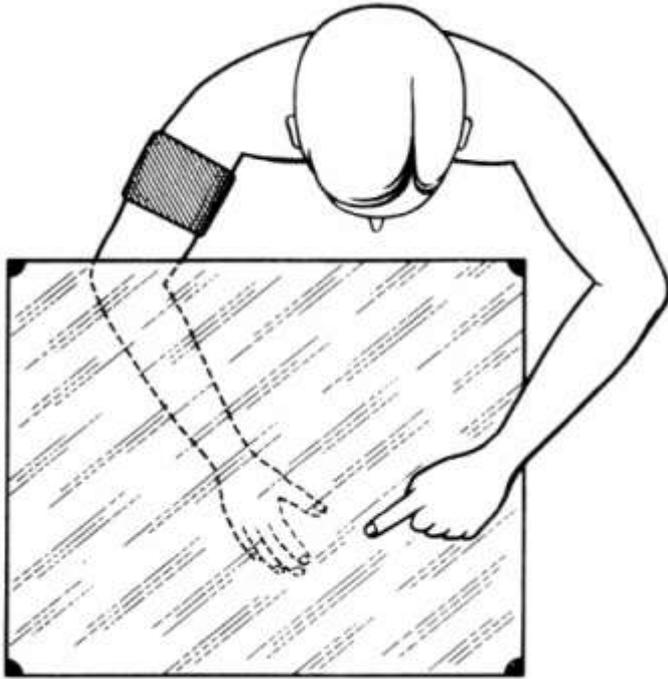
- для перемещения в стесненных условиях, чтобы не нанести вред своему телу при охоте, защите от хищников и т.п.

**2.** Описание формы тела, его поверхности

- чтобы иметь возможность осуществлять защитные реакции и ухаживать за поверхностью своего тела

**3.** Описание кинематической схемы опорно-двигательного аппарата

- чтобы правильно выполнить движение из любого исходного положения с учетом таких параметров, как последовательность и размеры кинематических звеньев, степени свободы и диапазоны подвижности, масс — инерционные характеристики отдельных частей тела и т. д...



Исследования экспериментального фантома конечности в условиях ишемической деафферентации (слева)

Показ ишемизированной рукой (справа)

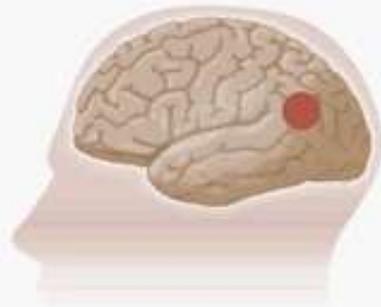
P — реальное положение руки; M — мишень; B — воспринимаемое положение руки. Испытуемый правильно воспринимает положение мишени, задаваемое положением указательного пальца второй руки, однако планирует движение в эту точку исходя из неправильного положения B, т. е. планирует совершить движение, обозначенное стрелкой B—M. В результате реальная рука совершает движение в сторону удаления от мишени (сплошная стрелка) и попадает в точку M'.

Феномен выхода из тела  
(out of body experience)



### A PRESENCE BEHIND

Stimulation of the **left angular gyrus** gave the patient a sensation of a shadowy person lurking behind.



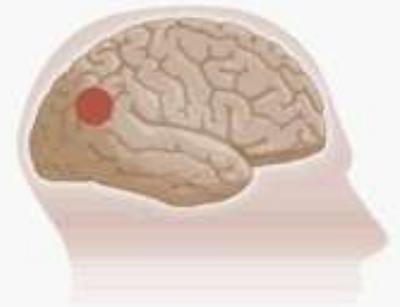
The shadowy figure is actually a perceived double of the self.



Source: Dr. Olaf Blanke

### OUT-OF-BODY

Stimulation of the **right angular gyrus** resulted in an out-of-body experience, as if the patient were floating from the ceiling, looking down at herself.



Perceived location



Actual location

Graham Roberts/The New York Times

Эффект выхода из тела при транскраниальной магнитной стимуляции угловой извилины теменной коры у здорового человека.



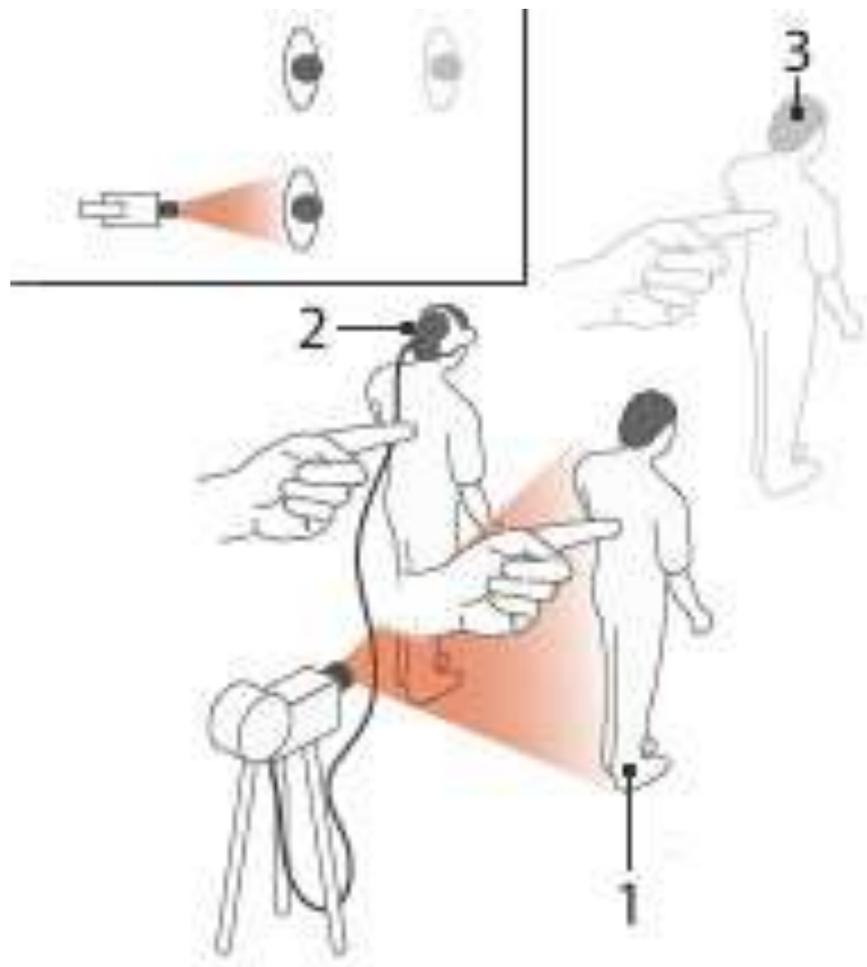
Демонстрация эффекта «резиновой руки». Для получения иллюзий такого рода достаточно добиться приблизительной *ложной* согласованности двух каналов взаимодействия человека с внешним миром (в данном случае – осязание плюс зрение).



Экспериментальная установка для изучения феномена «перемещения в чужое тело»



Исследователи дотрагивались до груди человека (этого он не видел, так как камера стояла сзади), но одновременно проводили другой рукой с фломастером перед камерой в том месте, где, в теории, должен был бы находиться человек, наблюдающий своё собственное тело, выйдя из него. Этого было достаточно для создания у людей чувства, что они передислоцировались, покинув тело.



1 — манекен,  
 2 — испытуемый,  
 3 — виртуальный двойник



Создание подвижных протезов,  
биоуправление и аватары

Возможны различные источники сигналов для биоуправления, в том числе:

1. Улавливание и воспроизведение фактических движений человека (управление экзоскелетом, манипулятором робота или компьютерным аватаром).
2. Регистрация ЭЭГ головного мозга.
3. Регистрация нейронной активности в двигательных областях коры головного мозга.
4. Регистрация активности в волокнах периферических нервов.



Экзоскелет Vleex улавливает и усиливает движения человека, позволяя легко нести до 60 кг со скоростью 6,5 км/ч



Neural signals from a primate manipulate a robotic arm to snatch a morsel at the University of Pittsburgh



Полностью парализованный пациент может активно перемещаться по виртуальному миру, управляя движением через регистрируемую электроэнцефалограмму.



Клаудиа Митчелл потеряла руку в ДТП и получила взамен «умный» протез, присоединенный к нервным окончаниям



Создание человекоподобных  
роботов, способных активно и  
целенаправленно двигаться в  
реальном мире



Робот «QRIO» (Quest for cuRIOsity) (Кьюрио) фирмы Sony— преемник роботов SDR-4X и SDR-3X, чья история уходит корнями в 2000 год.



...Несколько лет назад этот робот ростом с десятилетнего ребенка умел только ходить. Потом его постепенно "научили" взбираться по ступенькам и преодолевать сложные ландшафты... Он также может копировать простые жесты людей. На прощание Азимо трогательно машет ручкой...

...В результате модернизации вдвое увеличилась скорость бега робота, теперь она составляет 3,0 км/ч против 1,6 км/ч ранее. Помимо этого «Асимо» научился совершать сложные маневры, огибая встречающиеся на пути препятствия, робот также обрел способность фиксировать движения людей и в точности их повторять...



Робот «Асимо» фирмы Honda