

В основе каждой поведенческой деятельности лежит рефлекторный принцип регуляции, где каждый рефлекс реализуется посредством РД.

Определение_1

Рефлекторная дуга – это совокупность структур, при помощи которых осуществляется рефлекс

Схематично рефлекторную дугу (РД) можно разделить на 5 звеньев:

1. сенсорный рецептор
2. афферентный путь
3. вставочный нейрон
4. эффекторный нейрон
5. эффектор

Рецептор предназначен для восприятия изменений внешней и внутренней среды организма, что определяется *трансформацией* энергии раздражителя в нервный импульс. Совокупность рецепторов, раздражение которых вызывает рефлекс, называется рефлексогенной зоной (РЗ). РЗ может состоять из рецепторов разной модальности. В РЗ возникает рецепторный потенциал, который поступают на дендриты чувствительных (афферентных) нейронов. Афферентный путь – это совокупность аксонов афферентных клеток, по которым нервный импульс поступает в ЦНС. Вставочные нейроны – это ассоциативные клетки, обеспечивающие связь между разными отделами ЦНС, в том числе афферентных и эфферентных нейронов. Эффекторный нейрон – это мотонейроны передних рогов спинного мозга, которые по нисходящим проводящим путям принимают сигналы действия и по эфферентным волокнам передают их на рабочий орган (эффектор). Эффектором может быть – мышца, на волокнах которой заканчивается синапс аксона мотонейрона, экзо- или эндокринная железа.

В зависимости от эффектора и расположения звеньев РД рассматривают соматические и вегетативные РД. И соматическая и вегетативная рефлекторные дуги включают три звена: афферентный, вставочный и эффекторный. Афферентное звено может быть общим для этих рефлекторных дуг. Однако в ВНС эффекторный нейрон находится за пределами спинного и головного мозга в узлах (ганглиях). В зависимости от отдела ВНС ганглии могут быть расположены вблизи спинного мозга и позвоночного столба, их называют паравертебральные, в нервных сплетениях вблизи внутренних органов, их называют превертебральные или могут входить в стенку органа, тогда их называют интрамуральные узлы. В соматической РД эффекторный нейрон находится только в ЦНС в передних рогах спинного мозга. Соматические нервные волокна покидают спинной

мозг последовательно каждый от своего сегмента. Вегетативные волокна выходят из трех структур ЦНС:

- ствол мозга,
- груднопоясничный отдел спинного мозга,
- крестцовый отдел спинного мозга.

Волокна ВНС менее возбудимы, чем соматические, обладают более длительным рефрактерным периодом, большей хроноксией и меньшей лабильностью. Поэтому для их возбуждения необходимо более сильное раздражение, чем для соматических волокон. Аксоны соматических нейронов на своем протяжении не прерываются. Аксоны вегетативных нейронов прерываются в ганглиях.

В зависимости от сложности РД различают моно- и полисинаптические РД. Простая моносинаптическая дуга состоит из двух нейронов (афферентного и эфферентного). Время простого рефлекса (латентный период) занимает 50-100 мс, время прохождения нервного импульса по ЦНС (центральное время рефлекса) еще короче, занимает всего 3,5 мс. Полисинаптические РД дополнительно включают вставочный/ные нейроны. Центральное время и латентный период рефлекса у них больше. Все дуги условных рефлексов являются полисенсорными.

Не замкнутых рефлекторных дуг в организме человека практически не существует. Наличие звена обратной афферентации, по которому в ЦНС от органа эффектора идет обратный сигнал организует звенья РД в рефлекторное кольцо.

Определение 2

Рефлекторное кольцо – это совокупность образований для осуществления рефлекса и передачи информации о характере и силе рефлекторного действия в ЦНС.

Рефлекторное кольцо состоит из рефлекторной дуги и нервных волокон обратной афферентации рабочего органа.

Замыкание рефлекторной дуги обеспечивает закрепление реакции организма, которая возникает в ответ на изменение внешней или внутренней среды и фиксируется рецепторным аппаратом. Для определения понятия рефлекс можно дать следующее определение:

Определение 3

Рефлекс – это закономерная ответная реакция организма на действие раздражителя, возбуждающего рецепторы, которая осуществляется при обязательном участии ЦНС.

В настоящее время рассматривают 6 основных видов рефлексов:

- элементарные безусловные рефлекссы,
- координационные безусловные рефлекссы,
- интегративные безусловные рефлекссы,
- сложнейшие безусловные рефлекссы (инстинкты),
- элементарные условные рефлекссы,
- сложные формы высшей нервной деятельности.

Элементарные безусловные рефлекссы, представленные простыми реакциями, которые осуществляются на уровне спинного мозга. Они имеют местное значение и вызываются локальным раздражением рецепторов сегмента тела (дерматом), которые проявляются в виде локальных сокращений поперечно-полосатой мускулатуры. Кроме того, значение таких рефлекссов заключается в том, что они обеспечивают простые и быстрые реакции, связанные с приспособительными (адаптационными) механизмами в работе отдельных внутренних органов.

Координационные безусловные рефлекссы возникают в ответ на раздражение определенных групп внешних и внутренних рецепторов. В результате чего возникает сложный скоординированный локомоторный акт, включающий в себя работу разных групп мышц (сгибателей и разгибателей) или комплексные реакции вегетативных функций во внутренних органах (влияние симпатического и парасимпатического отдела АНС). Значение таких рефлекссов заключается в формировании целостных локомоторных актов или гомеостатических механизмов регуляции в организме.

Интегративные безусловные рефлекссы (ИБР) представляют собой сочетание безусловных рефлекссов, организованных в сложные двигательные локомоторные функции организма, включающие вегетативные рефлекссы. ИБР обеспечивают формирование комплексные поведенческие акты, имеющие определенное биологическое значение. Рефлекторные реакции на ИБР инициируются пищевыми и болевыми раздражителями. Примером ИБР является *ориентировочная реакция*, биологическое значение которой заключается в перестройке организма, обеспечивающей оптимальную готовность к восприятию неизвестного сигнала с целью формирования наиболее адекватного ответа.

Сложнейшие безусловные рефлекссы (инстинкты) – это видовые стереотипы поведения, организующиеся на базе ИБР по генетически заданной программе. В качестве пускового раздражителя служат стимулы, имеющие отношение к питанию, защите и размножению. Инстинкты образованы последовательными интегративными реакциями, построенные таким образом, что завершение одной реакции становится началом следующей.

Элементарные условные рефлексы (ЭУР) представляют собой ИБР, стимулом для которых служат ранее индифферентные раздражители, приобретающие сигнальное значение в результате приобретенного опыта или подкрепления их безусловными сигналами. Условно-рефлекторные реакции дают возможность организму заблаговременно отвечать на приближающиеся жизненно важные ситуации и закладывают начала ассоциативному способу мышления.

Сложные формы высшей нервной деятельности представлены психическими реакциями, возникающими на основе ЭУР и аналитико-синтетической деятельности мозга. По И.П. Павлову, под анализом и синтезом понимают свойство ЦНС выделять из комплекса поступающих в нервные центры афферентных импульсов информацию о действии определенных раздражителей и дифференцировать их. Затем на основе синтеза, полученной информации и информации, накопленной в памяти, формировать целостные образы представления о предметах окружающего мира, а также принимать решения об их значимости в условиях сложившейся ситуации. Аналитико-синтетическая деятельность мозга в сочетании с памятью обеспечивает прогнозирование и программирование поведения. В качестве стимулов, в таких реакциях, служат сложные комплексные раздражители.

Вопрос_2

Функциональная система поведения

Поведенческие реакции всегда направлены на достижение определенной цели. Для их реализации требуется интеграция структур нервной системы и исполнительных механизмов (систем организма), которые вместе объединяются в понятие функциональная система (ФС).

Определение_4

Функциональная система – это динамическая совокупность отдельных органов и систем организма, формирующаяся для достижения полезного для организма приспособительного результата.

Концепция организации процессов поведения в целостном организме была разработана в 1968 году П. К. Анохиным. П. К. Анохин выделил два типа ФС:

– ФС первого типа обеспечивают постоянство внутренней среды за счет системы внутренней саморегуляции, звенья которой не выходят за пределы самого организма¹ (например, ФС АД и $t^{\circ}\text{C}$ тела).

– ФС второго типа используют внешнее звено саморегуляции, которое определяет различные типы поведения.

Простейший поведенческий акт можно рассмотреть на примере движения аксолотля², который был изучен в лаборатории П. К. Анохина. Поведенческий акт аксолотля включает плавательные волнообразные движения, в которых участвуют мышечные волокна разных сегментов туловища. Причем чередование процессов возбуждения и торможения происходит в шахматном порядке. Волна возбуждения, вызывающая последовательное сокращение мышечных сегментов (метамеров), многократно пробегает от начала туловища к хвосту вдоль обеих сторон тела. Возбуждению мышечного метамера на одной стороне тела соответствует торможение одноименного метамера на противоположной стороне (рисунок 1). Такая последовательность мышечных сокращений достигается за счет ритмичности и координации передачи нервных импульсов на мышцы. С помощью регистрирующих электродов было показано, что за координацию движений обеих сторон отвечают сегменты спинного мозга животного расположенные ближе к голове, а за ритмичность движений сегменты спинного мозга, расположенные на уровне мышечных метамеров.

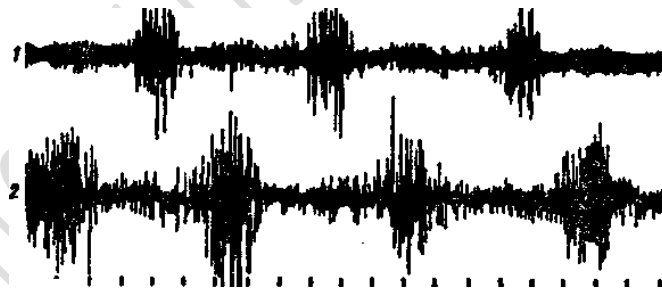


Рисунок 1 – Электромиограмма движения аксолотля от двух противоположных пунктов туловища в области прикрепления левой (1) и правой (2) конечностей.

Механизмы координация и ритмичность, объединяются и, формируя тем самым приспособительный поведенческий акт. Движения аксолотля не

¹ - ее мы рассмотрели на прошлом занятии

² - личинки хвостатых земноводных рода амбистом (*Ambystoma*), которые из-за наследственно обусловленного недостатка гормона тиреоидина остаются на личиночной стадии

отличаются разнообразием, это врожденная реакция организма, рефлекторно возникающая на биологически значимый раздражитель (свет, тактильное раздражение, пищу и т.д.).

Согласно П.К.Анохину, поведенческий акт состоит из нескольких последовательных стадий:

- афферентного синтеза;
- принятия решения;
- акцептора результатов действия;
- эфферентного синтеза (или программы действия);
- формирования самого действия;
- оценки достигнутого результата.

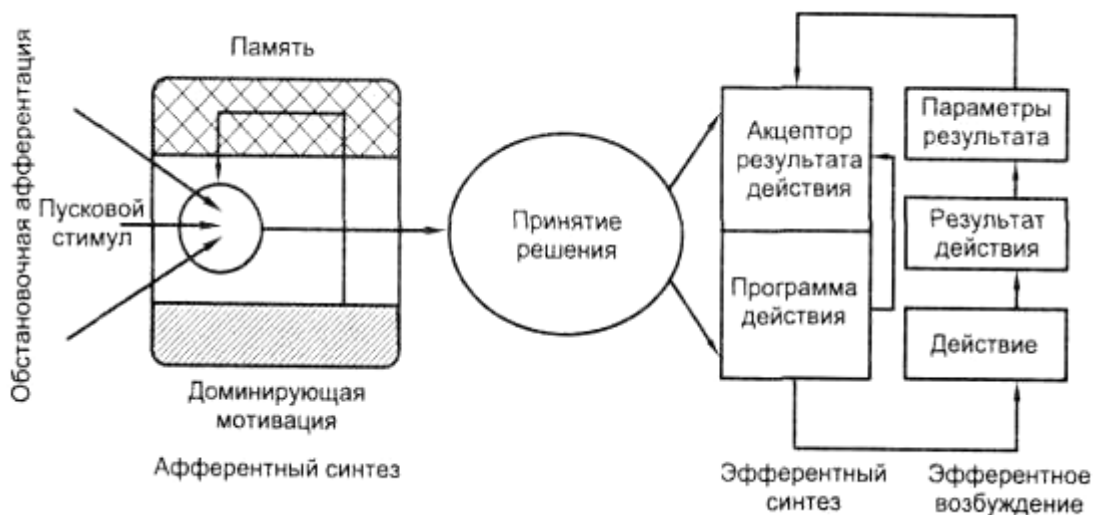


Рисунок 2 – Функциональная система поведенческого акта

Поведенческий акт любой сложности начинается с действия внешних стимулов, которые можно разделить на:

- внешние воздействия с функциями пусковой афферентации,
- внешнее воздействие с функциями обстановочной афферентации.

Условные и безусловные раздражители служат стимулом к развертыванию определенного поведения или отдельного поведенческого акта, т.е. им присущая пусковая функция. Физиологический смысл *пусковой афферентации* (термин предложил П. К. Анохин) состоит в том, что, создаваемое обстановочной афферентацией возбуждение и внешний сигнал связываются определенным моментом времени. Эта связь была показана уже в работах

со стадии афферентного синтеза (АС).

Определение_5

Афферентный синтез – это суммация всех сигналов (паттернов), поступающих от периферии к центру.

Афферентный синтез включает в себя синтез материала, запечатленного в памяти, мотивации, информации о среде и пускового стимула с целью принятия решения. Суть АС состоит в процессе взаимодействия нейронов в объеме всего мозга, которые принимают многочисленные сигналы от различных структур организма. Возбуждение в ЦНС, вызванное внешним стимулом, действует не изолировано, оно непременно вступает во взаимодействие с другими сигналами, имеющими другой функциональный смысл. Головной мозг производит обширный синтез всех тех сигналов внешнего мира, которые поступают в мозг по многочисленным сенсорным каналам. И только в результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для осуществления определенного поведения. Содержание АС определяется влиянием четырех факторов:

- мотивационное возбуждение,
- память,
- обстановочная афферентация,
- пусковая афферентация.

Мотивационное возбуждение появляется в ЦНС с возникновением у животных или человека какой-либо потребности. Оно – необходимый компонент любого поведения, которое всегда направлено на удовлетворение доминирующей потребности. Важность мотивационного возбуждения для афферентного синтеза видна уже из того, что условный сигнал теряет способность вызывать ранее выработанное пищедобывательное поведение, если животное уже хорошо накормлено и, следовательно, у него отсутствует пищевое мотивационное возбуждение. Любая информация, поступающая в ЦНС, соотносится с доминирующим в данное время *мотивационным возбуждением*. Мотивационное возбуждение, как фильтр, отбирает нужное и отбрасывает ненужное для данной мотивационной установки. Нейрофизиологической основой мотивационного возбуждения является избирательная активация различных нервных структур, создаваемая, прежде всего, лимбической и ретикулярной системами мозга.

Пусковая афферентация возникает в результате возбуждений, которые создают биологически значимые стимулы в сенсорных системах. В качестве таких стимулов могут выступать как безусловные, так и условные раздражители.

Зависимость получения условно-рефлекторного эффекта от обстановки опыта была отмечена уже И.П.Павловым, когда при изменении обстановки у подопытного животного развивался эффект растормаживания. Было отмечено, что возбуждение от условного раздражителя вступает в синтез с обстановочной афферентацией. *Обстановочная афферентация* – это возбуждение, поступающее от привычной обстановки, в которой обычно вызывался данный условный рефлекс. Обстановочная афферентация хотя и влияет на появление и интенсивность условно-рефлекторной реакции, но сама не способна вызывать эти реакции. Эти наблюдения привели исследователей к мысли о существовании определенного динамического стереотипа в проявлении условно-рефлекторных реакций.

Динамический стереотип – это интегральная система привычных условно-рефлекторных ответов, соответствующая сигнальной, порядковой и временной характеристике стимульного ряда. Обстановочная афферентация включает не только возбуждение от стационарной обстановки, но и ту последовательность афферентных возбуждений, которая ассоциируется с этой обстановкой. Таким образом, обстановочная афферентация создает скрытое возбуждение, которое может быть выявлено, как только подействует пусковой раздражитель.

Афферентный синтез включает также использование аппарата *памяти*. Функциональная роль пусковых и обстановочных раздражителей уже обусловлена прошлым опытом. Это и видовая память, и индивидуальная, приобретенная в результате обучения. На стадии афферентного синтеза из памяти извлекаются и используются именно те фрагменты прошлого опыта, которые полезны и нужны для будущего поведения.

На основе взаимодействия мотивационного обстановочного возбуждения и механизмов памяти формируется так называемая интеграция. *Интеграция* в физиологии ВНД – это готовность к определенному поведению. Но чтобы она трансформировалась в целенаправленное поведение, необходимо воздействие со стороны пусковых раздражителей. Пусковая афферентация – последний компонент афферентного синтеза.

▶ Завершение стадии афферентного синтеза сопровождается переходом в стадию принятия решения, которая определяет тип и направленность поведения. Стадия принятия решения реализуется через специальную, важную стадию поведенческого акта – формирование аппарата акцептора результатов действия. Акцептор результатов действия – психологический механизм предвидения и оценки результатов действия в функциональных системах. Он представляет собой «информационный эквивалент результата», извлекаемый из памяти в процессе принятия решения, обуславливающий

организацию двигательной активности организма в поведенческом акте и осуществляющий сличение результата с его «опережающим отражением».

Предполагается, что акцептор результатов действия представлен сетью вставочных нейронов, охваченных кольцевым взаимодействием. Возбуждение, попав в эту сеть, длительное время продолжает циркулировать в ней.

▶ До того как целенаправленное поведение начнет осуществляться, развивается еще одна стадия поведенческого акта – стадия программы действия или эфферентного синтеза. На этой стадии осуществляется интеграция соматических и вегетативных возбуждений в исполнительный алгоритм целостного поведенческого акта. Эта стадия характеризуется тем, что действие уже сформировано как центральный процесс, но внешне оно еще не реализуется.

▶ Следующая стадия – это само выполнение программы поведения. Эфферентное возбуждение достигает исполнительных механизмов, и действие осуществляется.

▶ Благодаря аппарату акцептора результатов действия, в котором программируется цель и способы поведения, организм имеет возможность сравнивать их с поступающей афферентной информацией о результатах и параметрах совершаемого действия, то есть с обратной афферентацией. Именно результаты сравнения определяют последующее построение поведения, либо оно корректируется, либо оно прекращается как в случае достижения конечного результата. Следовательно, если сигнализация о совершенном действии полностью соответствует заготовленной информации, содержащейся в акцепторе действия, то поисковое поведение завершается. Соответствующая потребность удовлетворяется. В случае, когда результаты действия не совпадают с акцептором действия, и возникает их рассогласование, появляется ориентировочно-исследовательская деятельность. В результате этого перестраивается афферентный синтез, принимается новое решение, создается новый акцептор результатов действия и строится новая программа действий. Когда результаты поведения станут соответствовать свойствам нового акцептора действий, тогда поведенческий акт завершается последней санкционирующей стадией – удовлетворением потребностей.

Таким образом, в концепции функциональной системы наиболее важным ключевым этапом является выделение цели поведения. Она представлена аппаратом акцептора результатов действия, который содержит два типа образов, регулирующих поведение, сами цели и способы их достижения. Выделение цели связывается с операцией принятия решения как заключительного этапа эфферентного синтеза.

В лаборатории П. К. Анохина также была доказана особая роль лобных отделов мозга в интеграции комплекса пусковых (условно-рефлекторных) и обстановочных афферентаций. Было установлено, что в промежутках между подачей сигнала подопытные животные с выработанным условным рефлексом ведут себя спокойно, демонстрируя активность только в момент включения условного сигнала. После удаления лобных долей мозга у подопытных животных с выработанным рефлексом, характер поведения изменялся. Наблюдалась *непрерывная* поведенческая активность, ориентированная на кормушку. Из чего следует, что в результате *лобэктомии* и возникшего дисбаланса внутримозговой оценки исходного характера соотношений обстановочных и пусковых афферентаций в межсигнальный период начинает действовать обстановочная афферентация.

Необходимо подчеркнуть, что мотивационные возбуждения, обстановочные афферентации, пусковые афферентации, активируя наиболее оптимальные поведенческие программы, используют аппараты **памяти**. Еще И. М. Сеченов отметил: "Видимое и слышимое нами всегда содержит в себе элементы уже виденные и слышанные прежде. В силу этого во время всякого нового видения и слышания к продуктам последнего присоединяется воспроизводимые из склада памяти сходственные элементы, но не в отдельности, а в тех сочетаниях, в которых они зарегистрированы в складе памяти". Весьма точное определение, подчеркивающее значение аппаратов памяти (опыта прошлого) в развитии центральных механизмов поведенческого акта.

Таким образом, **необходимый процесс начальной стадии любого поведенческого акта выступает как синтез доминирующей мотивации, обстановочной афферентации, пусковой афферентации, взаимодействующие с аппаратами памяти, сохраняющей следы прошлых значимых афферентных воздействий на мозг. Поэтому первая стадия поведенческого акта получила название стадии афферентного синтеза (рис. 7).**

Вопрос_3 **Механизм управления движением**

Взаимодействие человека и животных с окружающей средой может осуществляться только через движение. Существует два вида двигательных функций: поддержание положения тела (позы) и собственно движения. Среди собственно движений следует различать элементарные движения и действия. Последние – действия, представляют собой совокупность элементарных движений, объединенных единой целью в некоторую функциональную систему. Каждое конкретное действие включено в

состав поведенческого акта. Оно является шагом к удовлетворению той потребности, которая вызвала данное поведение, и решает свою промежуточную задачу.

Определение 1

Произвольные движения человека – это сознательно регулируемые движения, которые осуществляются с определенной целью.

Произвольные двигательные акты связаны с функцией пирамидального и экстрапирамидального трактов, связывающих кору головного мозга и подкорковые структуры со спинальным моторным механизмом (мотонейронами спинного мозга).

Впервые наличие прямых эфферентных и обратных афферентных связей между нервными структурами спинного мозга и мышечным аппаратом была показана в работе Чарльза Белла, который описал нервный круг: один нерв несет импульсы мозга к мышце, другой приносит ощущения состояния мышцы к мозгу.

Позже И.М. Сеченов выделил понятие «темное мышечное чувство», которое по его убеждению порождает представление о скорости движения и отношениях предметов в пространстве. Рецепторный аппарат мышц, сухожилий и суставов, образующих «мышечное чувство» Ч.С. Шеррингтон назвал проприорецепторами. Шеррингтон считал, что главная функция проприорецепторов – давать информацию о собственных движениях организма. В настоящее время выделено два типа проприорецепторов: рецепторы растяжения и рецепторы натяжения мышечных волокон. В эксперименте в 1909 году И.П. Павлов установил, что моторная кора получает сенсорные сигналы от рецепторов мышц и суставов и ввел понятие двигательного анализатора. В результате чего моторная кора стала рассматриваться как центральный аппарат построения движений.

Обобщив перечисленные факты, П.К. Анохин применил понятие обратная связь или обратная афферентация. Таким образом, основной принцип в механизме координации двигательных реакций является циклическая нервная связь и кольцевая структура управления или рефлекторное кольцо по Н.А. Бернштейну.

Однако не все двигательные акты осуществляются по кольцевому механизму – движения, базирующиеся на врожденных координациях, в меньшей степени требуют обратной связи, в то время как приобретаемые движения всецело зависят от соматической афферентации с двигательного аппарата. Движения, осуществляющиеся без помощи проприоцептивной обратной связи, выполняются по жесткой программе. Но даже эти движения требуют сличения с определенным сенсорным образом. П.К. Анохин для

обозначения механизма сличения выделил в функциональной системе двигательного акта специальный блок сличения, который назвал акцептор результата действия.

В управлении движением различают:

- стратегию
- тактику.

Основу стратегии движения определяет конкретная мотивация (биологическая, социальная и др.). Именно на ее основе определяется цель поведения, т. е. то, что должно быть достигнуто. В структуре поведенческого акта цель закодирована в акцепторе результатов действия. В отношении движения это выглядит как формирование двигательной задачи, т. е. того, что следует делать.

Под тактикой понимают конкретный план движений, т. е. то, как будет достигнута цель поведения, с помощью каких двигательных ресурсов, способов действия.

Таким образом, можно выделить два механизма управления движением:

- посредством центральных моторных программ;
- с помощью обратной афферентации.

Впервые представление о центральных моторных программах было дано в работе Ч. Шеррингтона, который занимался изучением функций мотонейронов спинного мозга собак при осуществлении двигательных актов ходьбы и чесания. Производя перерезки участков спинного мозга, он показал, что механизмы, ответственные за некоторые двигательные акты локализованы в спинном мозге. Через несколько месяцев после перерезки у собак удавалось вызвать чесательный рефлекс на механическое раздражение кожи. На основании чего была заложена концепция о «запускаемом движении» с помощью центральных программ. Позже было показано, что ходьба животного – перемещение в окружающей среде при помощи координированных движений конечностей – это также запрограммирована на уровне спинного мозга.

Программы центральных моторных программ широко представлены в различных структурах мозга и ЦНС хранит как врожденные, так и приобретенные программы выработанных действий. Например, дыхательные, глотательные движения управляются врожденными программами, а профессиональные, спортивные и иные навыки осуществляются по программам, формирующимся в течение жизни индивида. При определенном опыте человека эти программы выполняются автоматически, а обратная афферентация перестает играть существенную роль. Обратная афферентация становится нужна при переделке – корригировании (корректировке) навыка.

У позвоночных центральные программы запускаются *управляющими центрами*, а у беспозвоночных, как правило, *командными нейронами*, впервые выделенными в 1968 г. К. Вирсма. Однако сигнал от командного нейрона или управляющего центра играет лишь пусковую роль. Он не несет информации о том, как построить соответствующее движение. Структура движения заложена во взаимосвязях мотонейронов, с которыми он связан.

Рассмотрим несколько примеров поведения у низших животных:

– рефлекс бегства у рака, легко вызываемый тактильным, вибрационным или звуковым раздражением, реализуется через возбуждение одного гигантского командного нейрона, связанного с тремя двигательными мотонейронами;

– в ответ на стимуляцию рыба уплывает, совершая быстрые и повторяющиеся движения хвостом и головой; этот двигательный акт запускается парой командных нейронов – маутнеровских клеток, расположенных в продолговатом мозгу;

– у таракана есть командный нейрон, запускающий бег насекомого, если его лапы касаются опоры, если же лапы находятся в воздухе запускается команда полета.

Существует два типа командных нейронов: одни лишь запускают двигательную программу, не участвуя в ее дальнейшем осуществлении, другие поддерживают или видоизменяют двигательную программу. Первый тип нейронов получил название триггеры. Второй тип нейронов получил название воротных нейронов. Ведущая роль в построении новых моторных программ у высших животных и человека принадлежит передним отделам коры больших полушарий – премоторной и префронтальной коре. Роль передних отделов коры больших полушарий показана в работах А.С. Батуева, проводившего эксперименты с использованием микроэлектродов, регистрирующих активность отдельных нейронов у обезьян. В экспериментах были обнаружены три группы нейронов, последовательно вовлекаемых в процесс осуществления условно-рефлекторного двигательного навыка. Все три популяции клеток были обнаружены в теменной и особенно в лобной коре. Первая группа клеток реагирует на условные сигналы, поэтому их отнесли к сенсорным нейронам. Вторая группа клеток реагирует на время действия сигнала, а третья группа в пусковой период. Считают, что сенсорные нейроны первой группы передают информацию второй группе, которые принадлежат кратковременной памяти. Третья же группа – это нейроны моторных программ, они получают информацию от нейронов памяти и запускают хорошо отработанную двигательную реакцию.

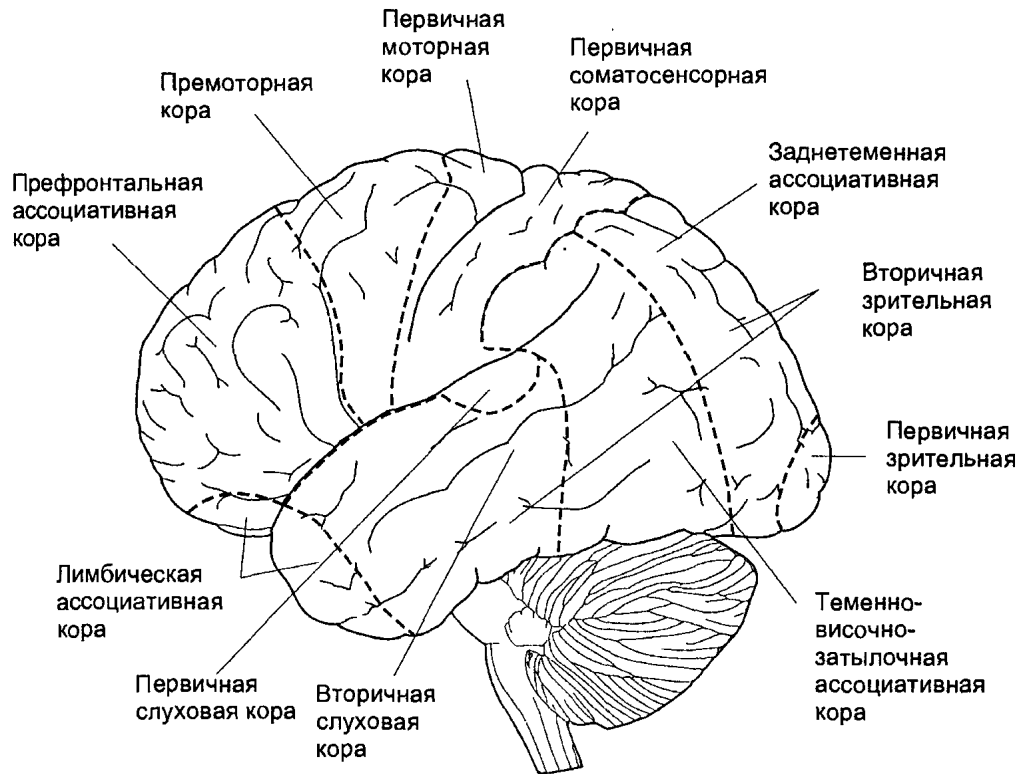


Рисунок 1 – Схема двигательной коры большого мозга

Многие исследователи считают, что хранение части подобных моторных программ осуществляется структурами мозжечка. Кроме того, в *процессе индивидуальной жизни мозжечок* обучается различным программам движения и сохраняет их. В этом процессе важную роль играют клетки Пуркинье. Мозжечок получает информацию о планируемом корой большого мозга движении, вносит коррекцию в план будущего движения и посылает ее в кору большого мозга. Быстрые мелкие точные движения осуществляются без сличения корой с импульсами от проприорецепторов. Мозжечок обучается также корригировать (изменять) выполняемое движение, играет важную роль в регуляции тонуса мышц, поддержании позы, координации движения.

В качестве другой центральной структуры, связанной с хранением центральных моторных программ рассматриваются базальные ганглии. *Базальные ганглии* имеют отношение к хранению программ врожденных двигательных актов и быстрых стереотипных движений. Врожденные программы имеются также в спинном мозге (шагательный рефлекс) и в стволе мозга (дыхания, глотания, выпрямительный рефлекс – восстановление нарушенной позы, ориентировочный рефлекс).

Инициация движения происходит следующим образом. В моторной коре строится конечный и конкретный вариант моторного управления движением.

Моторная кора использует оба принципа управления: контроль через систему обратной афферетации и через механизм центрального программирования. Это достигается тем, что к ней сходятся сигналы от мышечной активности, от сенсомоторной, зрительной и других отделов коры, которые и используются для моторного контроля коррекции движения. Кроме того, к моторной коре приходят сигналы, связанные с программированием движения из передних отделов коры и подкорки.

Моторная кора получает также информацию из структур, имеющих отношение к хранению двигательных программ. Так, в опытах с регистрацией нейронной активности у обезьян было показано, что при выполнении ими заученного движения активность нейронов зубчатого ядра мозжечка на 10 мс *опережает* изменение активности нейрона в моторной коре, которое предшествует появлению мышечного движения.

В моторную кору поступают также сигналы от базальных ганглиев – структура, которая ответственна за хранение главным образом двигательных программ врожденного поведения (пищевого, питьевого и др.), стереотипных движений. Клетки базальных ганглиев, так же как и мозжечка, разряжаются до начала движений, совершаемых животными в ответ на сигнал за 50 – 150 мс. В хвостатом ядре были найдены нейроны, у которых возбуждение опережает условную двигательную пищевую и оборонительную реакции. Эти реакции у нейронов появляются с выработкой условного рефлекса и исчезают с его утешением. Сигналы от базальных ганглиев и мозжечка распространяются не только вверх к коре, но и вниз, по нисходящему пути к спинному мозгу (экстрапирамидный путь).

РЕПОЗИТОРИЙ

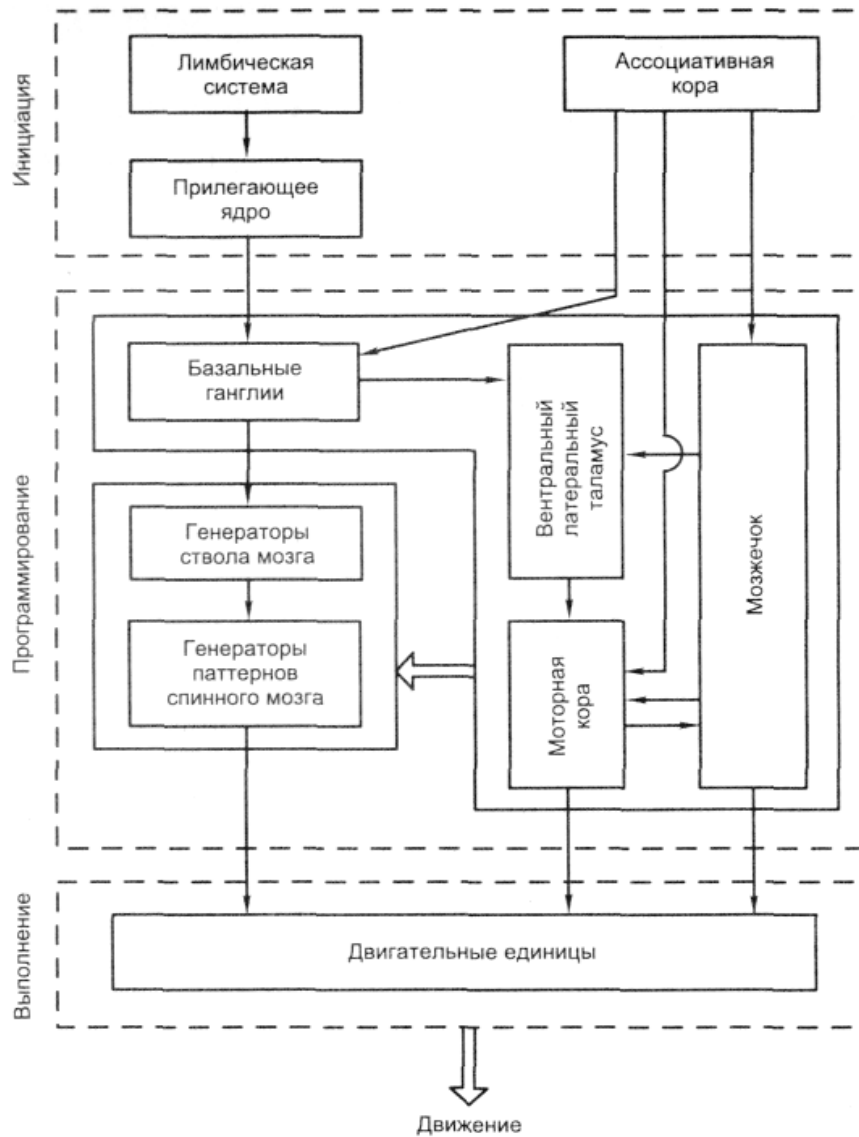


Рисунок 2 – Схема инициации двигательного акта (по Г. Могенсону, 1977, с изменениями)

Согласно работам шведского нейрофизиолога Г. Могенсона, все процессы управления движением включают три блока (рассмотрим рисунок 2) и соответствующие им три фазы:

- 1) блок инициации движения, включающий лимбическую систему с прилегающим ядром (*n. accumbens*), и ассоциативную кору;
- 2) блок программирования движения, включающий мозжечок, базальные ганглии, моторную кору, таламус (как посредник между ними), а также спинальные и ствольные генераторы;
- 3) исполнительный блок, охватывающий мотонейроны и двигательные единицы.

Таким образом, произвольные движения, так же как и непроизвольные, являются результатом сопряженной работы лимбической системы и ассоциативной коры. Двигательная система работает как многоуровневая. На каждом уровне имеется своя «ведущая афферентация» и собственный тип регулируемых движений. Однако произвольные движения без пирамидной системы осуществляться не могут, а непроизвольные – могут.

Непроизвольные движения запускаются посредством возбуждения экстеро- и проприорецепторов, могут осуществляться с помощью любого уровня ЦНС, в том числе и на уровне спинного мозга. Произвольные движения инициируются ассоциативной корой и лимбической системой с помощью механизмов памяти.