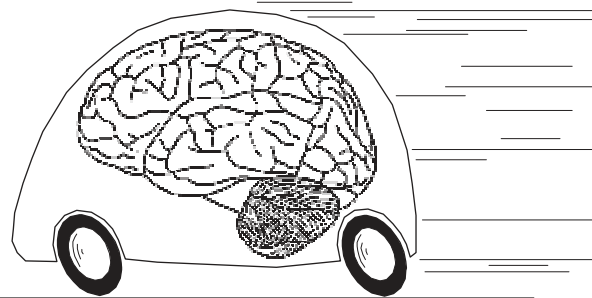


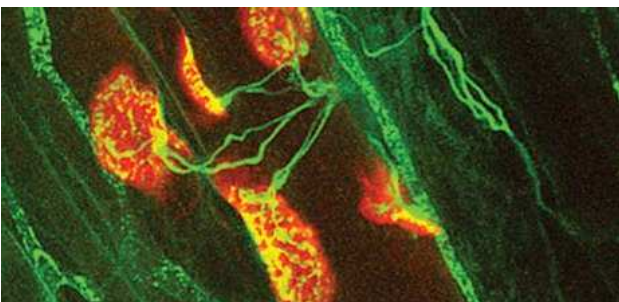
Движение



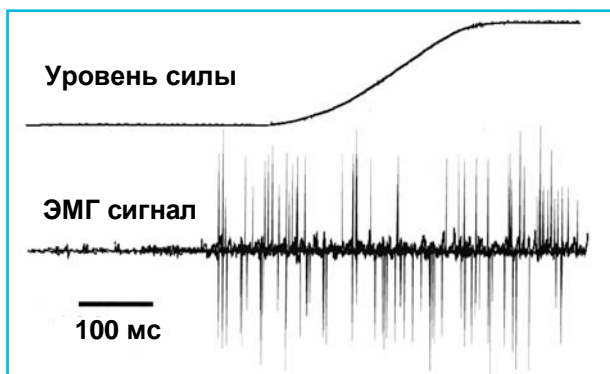
Подумайте о ловле мяча. Легко? Может показаться так, однако, даже чтобы совершить это простое движение, мозг должен сделать несколько замечательных вещей. Мы не замечаем, что это спланировано. Мяч легкий или тяжелый? Откуда и как быстро он летит? Здесь нужна координация. Как у Вас получается автоматически координировать движения конечностей для ловли, и как это сделать лучше всего? Также необходимо выполнение. Находится ли ваша рука в нужном месте, и вовремя ли ваши пальцы смыкаются? Нейробиологи теперь знают, что в этом участвует много областей мозга. Нервная активность в этих областях формирует пропущенную цепь команды - двигательную иерархию - от коры мозга и базальных ядер до мозжечка и спинного мозга.

Нервно-мышечное соединение

В самой нижней части двигательной иерархии, спинном мозге, сотни специализированных нервных клеток - мотонейронов - увеличивают частоту своей активности. Аксоны этих нейронов проецируются на мышцах, где они активируют сократимые мышечные волокна. Концевые разветвления аксона каждого мотонейрона образуют специализированные нервно-мышечные соединения на ограниченном количестве мышечных волокон одной мышцы (смотрите рисунок ниже). Каждый потенциал действия мотонейрона вызывает освобождение нейротрансмиттера из нервных окончаний и генерирует потенциал действия в мышечных волокнах. Это вызывает освобождение кальция из внутриклеточных депо внутри каждого мышечного волокна. В итоге это запускает сокращение мышечных волокон, приводящее к развитию силы и движению.



Чтобы заставить мышцы сокращаться, нервы образуют специализированные контакты с одиночными мышечными волокнами в нервно-мышечных соединениях. Во время развития к каждому мышечному волокну направляется много нервных волокон, однако в процессе соревнования между нейронами остается лишь одно, а другие удаляются. Итоговый успешный нерв остается для выделения нейротрансмиттера ацетилхолина на специализированные молекулярные датчики в «двигательной концевой пластинке» (окрашен красным). Изображение получено на конфокальном микроскопе.



Запись электрической активности, связанной с мышцами (электромиографическая активность).

Электрические события в мышцах руки могут быть записаны с использованием усилителя, даже с поверхности кожи, и эти электромиограммы могут быть использованы для измерения уровня активности каждой мышцы (смотрите рисунок выше).

Спинальный мозг играет важную роль в контроле мышц за счет нескольких различных рефлекторных путей. К ним относятся рефлексы отдергивания, защищающие от острых или горячих предметов, и рефлексы растяжения, участвующие в поддержании позы. Известный коленный рефлекс является примером рефлекса растяжения, в котором участвуют только два нейрона - чувствительный, который регистрирует длину мышцы, и мотонейрон, вызывающий движение. Эти рефлексы, комбинируясь с более сложными, организуют в спинномозговых сетях элементы поведения, такие как ритмическое движение конечностей при ходьбе или беге. Они включают в себя возбуждение и подавление мотонейронов.

Мотонейроны являются общим конечным путем к мышцам, которые двигают кости. Однако мозг имеет большую проблему с контролем активности этих клеток. Какие мышцы должны двигаться для выполнения какого-либо конкретного движения, как сильно и в каком порядке?

Вершина иерархии - двигательная кора

На противоположном конце двигательной иерархии находится кора мозга, где происходит непостижимое количество расчетов, проводимых многими десятками тысяч клеток для каждого элемента движения. Эти расчеты обеспечивают гладкость и искусность движений. Между корой мозга и мотонейронами спинного мозга



Области мозга, участвующие в контроле движений

находятся ключевые области ствола мозга, комбинирующие восходящую информацию от конечностей и мышц и нисходящую информацию от коры мозга.

Двигательная кора - это тонкая полоска ткани, расположенная на поверхности мозга, непосредственно перед соматосенсорной корой (смотрите с. 12). Здесь находится полная карта тела - нервные клетки, обеспечивающие движение разных конечностей (через соединения с мотонейронами спинного мозга), расположены топографически. Используя регистрирующий электрод, можно обнаружить активацию нейронов в любой части этой карты примерно за 100 миллисекунд до активации соответствующих мышц. Что конкретно кодируется в двигательной коре, долго являлось предметом споров - либо корковые нейроны кодируют действие, которое человек хочет совершить, либо кодируют работу индивидуальных мышц, которые должны сократиться. Ответ - ни то, ни другое. Вместо этого используется **популяционный код**, в котором действие определяется активностью нейронного ансамбля.

Непосредственно перед моторной корой находятся премоторные зоны, участвующие в планировании действий, подготовке спинномозговых сетей к движению, процессах подготовки связи между наблюдением движения и понятием телодвижения. Выдающейся находкой явилось открытие **зеркальных нейронов** у обезьян, которые отвечали, и когда обезьяна видела движение руки, и когда животное выполняло такое же движение. Зеркальные нейроны, видимо, важны для имитации и понимания действия. За двигательной корой, в теменной доле находятся различные области, связанные с пространственным представлением тела, а также зрительных и слуховых целей вокруг нас. Они имеют карту, где указано положение наших конечностей и где находятся интересующие цели по



Эксперимент по движению

Что двигает мной? Попробуйте этот эксперимент с другом. Положите довольно тяжелую книгу в правую ладонь. Теперь поднимите книгу из правой руки левой рукой. Ваша задача - держать вашу правую руку неподвижной. Вы сделаете это легко. Теперь попробуйте держать руку абсолютно неподвижной, пока ваш друг поднимает книгу из вашей руки. Только немногие люди могут это сделать. Лишь продолжительная тренировка позволит приблизиться к точному выполнению этой задачи, казавшейся легкой, когда Вы выполняли ее сами.

Этот эксперимент показывает, что сенсомоторные области мозга знают гораздо больше о том, что Вы делаете, чем Вы узнаете, глядя, как другие запускают ваши действия



отношению к нам. Повреждение этих нейронов, например, после инсульта, приводит к нарушению достижения объектов, или даже игнорированию или отрицанию мира вокруг себя. Пациенты с так называемым «париетальным игнорированием» не замечают объекты (часто с левой стороны), а некоторые даже отрицают левую часть своего тела.

Базальные ядра

Базальные ядра - это совокупность соединенных областей, расположенных под корой в глубине полушарий мозга. Они необходимы для начала движения, хотя, как они это делают, не очень понятно.

"...зеркальные нейроны сделают для психологии то, что ДНК сделали для биологии: они обеспечат унифицированную систему взглядов и помогут объяснить множество умственных способностей, которые до сих пор остаются загадочными и недоступными для экспериментального изучения. Они являются великим скачком вперед в эволюции мозга приматов» В.С. Рамачандран

Базальные ядра действуют как сложный фильтр, выбирающий информацию из огромного числа различных входов, получаемых от передней половины коры (чувствительные, двигательные, префронтальные и лимбические области). Выход из базальных ядер идет обратно к двигательным корковым областям.

Распространенное двигательное нарушение - болезнь Паркинсона - характеризуется тремором и сложностью начать движение. При нем будто бы селективный фильтр в базальных ядрах заблокирован. Проблема заключается в дегенерации нейронов в области мозга под названием «черное вещество», чьи длинные проекционные аксоны освобождают нейромедиатор дофамин в базальных ядрах (смотрите «Передовые исследования» ниже). Точное расположение дофаминовых аксонов на нейронах базальных ядер очень запутано, что предполагает важное взаимодействие между различными нейромедиаторами. Лечение препаратом L-Допа, который превращается в мозге в дофамин, восстанавливает уровень дофамина и движение (смотрите Главу 16).

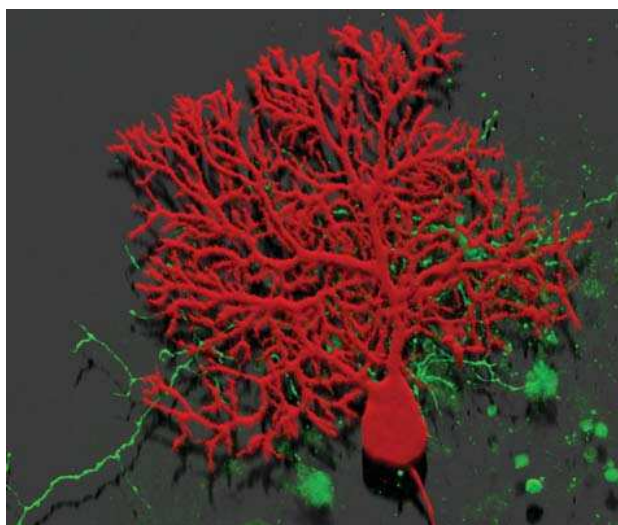
Базальные ядра также важны для обучения, обеспечивая выбор действий, ведущих к вознаграждению.

Мозжечок

Мозжечок необходим для искусного гладкого движения. Это красивая нейронная машина, чья запутанная клеточная архитектура была установлена в мельчайших подробностях. Как и базальные ядра, мозжечок имеет обширные взаимосвязи с корковыми областями, участвующими в двигательном контроле, а также со структурами ствола мозга. Повреждение мозжечка ведет к плохо скоординированным движениям, потере равновесия, невнятной речи, а также когнитивным трудностям. Звучит знакомо? Алкоголь имеет сильный эффект на мозжечок.

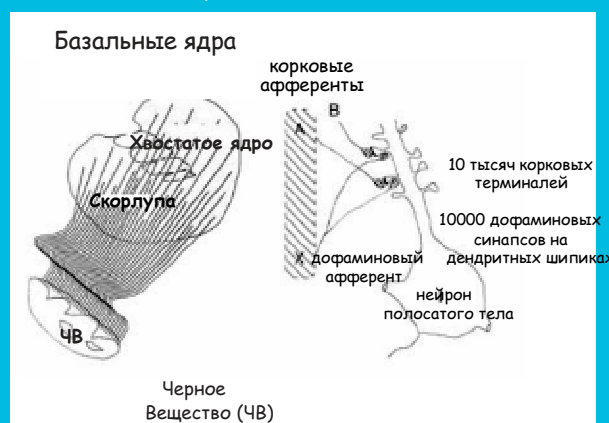
Мозжечок также необходим для двигательного обучения и адаптации. Почти все произвольные движения основываются на точном контроле двигательных сетей, а мозжечок важен для их оптимальной настройки, например, во времени. Он имеет стереотипное корковое устройство и необходим для соединения вместе огромного количества информации от чувствительных систем, корковых двигательных областей, спинного мозга и ствола мозга. Приобретение выученных движений связано с клеточным механизмом обучения под названием «долговременная депрессия» (ДВД), уменьшающим силу некоторых синапсов (смотрите главу «Пластичность»). Существует несколько теорий функции мозжечка, многие связаны с идеей о том, что он генерирует «модель» работы двигательных систем - по типу симулятора виртуальной реальности вашего тела в голове. Он строит эту модель с использованием синаптической пластичности, заложенной в его запутанной сети. Итак, поймайте мяч опять, и представьте все уровни вашей двигательной иерархии - от планирования действия по

отношению к движущейся зрительной цели, программирования движений ваших конечностей до настройки позных рефлексов руки. На всех уровнях необходимо интегрировать чувствительную информацию в поток сигналов, идущих к мышцам.



Мозжечковая клетка Пуркинью с сильно разветвленным дендритным деревом. Оно служит для получения множества входов, необходимых для точной временной настройки красивых выученных движений.

Передовые исследования



Неожиданная история про дофамин

Химия, лежащая в основе действий и привычек, включает в себя нейромедиатор дофамин, который выделяется на нейроны базальных ядер и действует на метаботропные рецепторы (Глава 3). Это служит одновременно и стимулом действовать, и сигналом вознаграждения за соответствующее действие. Удивительным новым открытием было то, что освобождение дофамина наиболее высоко при неожиданном вознаграждении. Таким образом, дофаминовые нейроны активируются наиболее сильно на этапе обучения, когда это очень помогает дать двигательной системе сильное подкрепление в ответ на правильное действие. Затем движения могут быть вызваны вместе путем освобождения последовательных порций дофамина. Далее, особенно если сложные движения стали привычными, система работает самостоятельно, без дофаминового вознаграждения. С этого момента, особенно если движения точны во времени, начинает играть роль мозжечок.