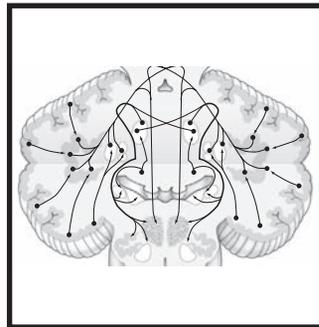
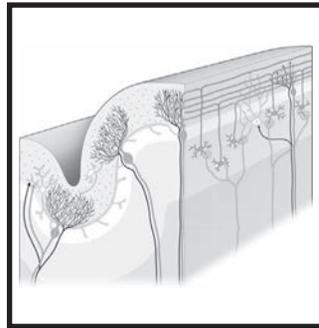
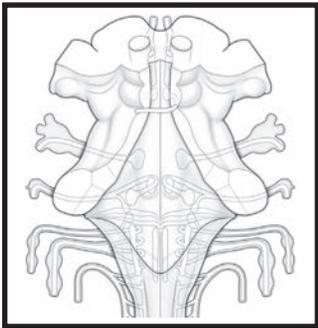


Глава 10 Двигательные системы



Альфа нижние двигательные нейроны (НДН) и группа иннервируемых ими скелетных мышечных волокон (экстрафузальные мышечные волокна) являются началом всех видов движения, поведения и взаимодействия с окружающим миром. Они образуют двигательную единицу. В качестве нейромедиатора в области двигательной концевой пластинки (**нейромышечного синапса**) альфа-НДН используют ацетилхолин (АЦХ). Двигательные единицы в областях, где требуется тонкий двигательный контроль, имеют небольшой размер. В областях, где нужно больше силы (четырёхглавая мышца бедра, ягодичные мышцы), — двигательные единицы большие. Альфа-НДН расположены в **переднем (вентральном) роге спинного мозга**. **Мышечные веретена** — это сложные чувствительные/двигательные структуры, залегающие в толще скелетных мышц параллельно друг другу. Мышечные веретена состоят из **центральных волокон с ядерной сумкой** и **периферических волокон с ядерной цепочкой**, каждая из которых образуют сокращающиеся структуры на противоположных концах (интрафузальные мышечные волокна). Эти сокращающиеся элементы иннервируются **гамма-НДН**, которые также расположены в переднем роге спинного мозга вблизи от альфа-НДН. Окончания гамма-НДН на волокнах с ядерной сумкой — это **концевые пластинки**, а окончания гамма-НДН на волокнах с ядерной цепочкой — это **стелющиеся нервные окончания**. Мышечное веретено сокращается, когда гамма-НДН запускают потенциал действия, что созда-

ет напряжение на волокнах с ядерной сумкой и на волокнах с ядерной цепочкой.

Волокна с ядерной сумкой и волокна с ядерной цепочкой также иннервируются чувствительными волокнами. **Афферентные волокна Ia**, отходящие от клеточных тел **ганглиев заднего корешка**, окружают экваториальную область волокна с ядерной сумкой **аннулоспиральными окончаниями**. Активированные афферентные волокна Ia передают сведения о длине и скорости (изменении длины по отношению ко времени) центральной нервной системе (ЦНС). Информация проходит по рефлекторным, мозжечковым и лемнисковым путям. Рефлекторный ответ обеспечивается за счет афферентных волокон Ia, входящих через **задний корешок**, проходящих в нем и образующих **синапсы непосредственно с альфа-НДН мышечных волокон** (с их мышечными веретенами). Таким образом, активация волокон Ia приводит к сокращению волокон скелетной мускулатуры и восстановлению состояния равновесия. Этот процесс называется «рефлексом мышечного растяжения», являющийся визитной карточкой любого неврологического обследования. Афферентные волокна типа II образуют кустообразные окончания на поверхности волокон с ядерной цепочкой и передают информацию о длине ЦНС по мозжечковому и лемнисковому пути.

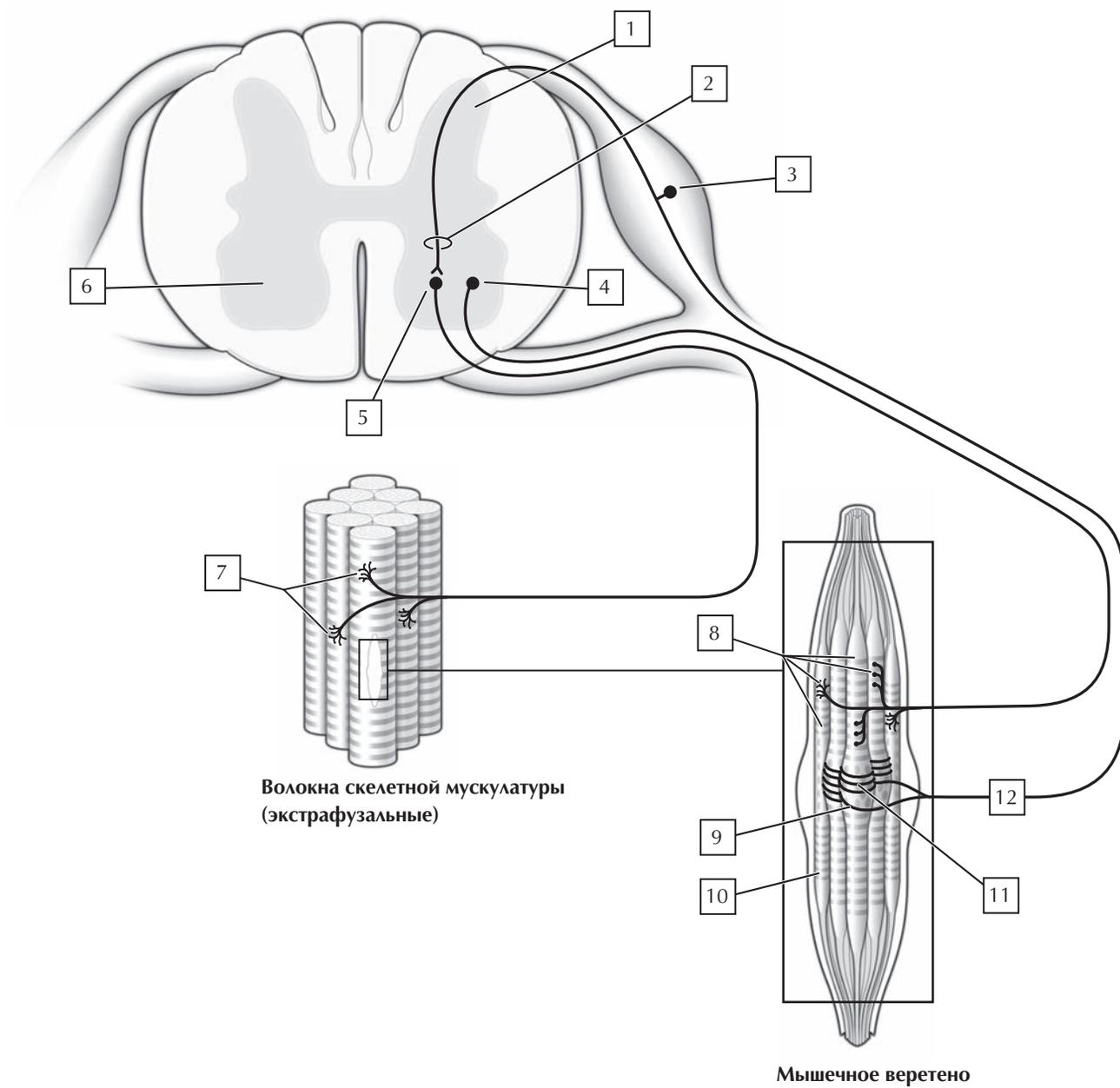
Альфа-гамма коактивация — это физиологический процесс, при котором ствол мозга и корковые верхние двигательные нейроны (ВДН) контролируют активацию альфа-НДН, а ВДН одновременно активируют гамма-НДН. Благодаря этому механизму, который возможен в результате деятельности афферентных волокон типа Ia и II, мышечные веретена всегда находятся в активном состоянии, воспринимая чувствительную информацию. Без механизма коактивации ЦНС не будет получать обратную информацию о состоянии двигательной активности.

Клинический комментарий

Для достижения адекватного шаблона движения необходима скоординированная регуляция альфа и гамма-НДН при помощи ВДН. Повреждение НДН или утрата их влияния приводит к развитию вялого паралича с утратой мышечного тонуса и рефлексов. Если сохранившиеся НДН начинают ветвиться, чтобы покрыть утратившие нервное влияние волокна скелетной мускулатуры, то образуются чрезмерно большие двигательные единицы, что является довольно распространенным последствием перенесенного полиомиелита (постполиомиелитный синдром). Повреждение системы ВДН становится причиной утраты контроля над альфа- и гамма-НДН. Влияние чувствительных рефлекторных связей становится чрезмерно сильным и избыточным — у пациента развивается спастический парез с гипертонусом мышц и гиперрефлексией.

РАСКРАСЬТЕ каждую из приведенных ниже структур отдельным цветом.

1. Задний рог
2. Синапс афферентного волокна Ia и альфа НДН
3. Ганглий заднего корешка
4. Гамма нижний двигательный нейрон
5. Альфа нижний двигательный нейрон
6. Передний рог спинного мозга
7. Нейромышечный синапс
8. Концевая пластинка и стелющееся нервное окончание
9. Волокно ядерного мешочка
10. Волокно с ядерной цепочкой
11. Аннулоспиральные окончания
12. Афферентные волокна типа Ia



Альфа- и гамма-НДН расположены в **переднем (вентральном) роге** спинного мозга. НДН имеют топографическую организацию в соответствии с уровнем спинного мозга и связанными с ними волокнами скелетной мускулатуры, которые иннервируются альфа-НДН. На каждом уровне спинного мозга они проходят в медиально-латеральном направлении: (1) мышцы нижней конечности иннервируются **НДН, расположенными в латеральной части переднего рога**; (2) мышцы передней конечности иннервируются **НДН, расположенными в центральной части переднего рога**; (3) мышцы туловища и шеи иннервируются **НДН, расположенными в медиальной части переднего рога**. Если рассмотреть месторасположение НДН более детально, то **НДН мышц-сгибателей** расположены более кзади, **НДН мышц-разгибателей** — более кпереди, особенно в наиболее латеральных областях переднего рога. Местонахождение НДН находится в анатомическом соответствии с расположением системы ВДН. Латеральный корково-спинномозговой и красноядерно-спинномозговой пути нисходят в **заднелатеральном канатике** и оканчиваются в более латеральных отделах переднего рога, где расположены НДН, иннервирующие мышцы нижней конечности. Передний корково-спинномозговой, латеральный преддверно-спинномозговой и ретикуло-спинномозговой пути опускаются в **переднем канатике** и заканчиваются в более медиальных и центральных отделах переднего рога, где находятся НДН, иннервирующие мышцы тела и верхней конечности.

РАСКРАСЬТЕ каждую из приведенных ниже структур отдельным цветом.

- 1. Заднелатеральный канатик
- 2. Передний рог спинного мозга
- 3. Передний канатик
- 4. НДН медиальной части переднего рога
- 5. НДН центральной части переднего рога
- 6. НДН латеральной части переднего рога
- 7. Область НДН мышц-разгибателей
- 8. Область НДН мышц-сгибателей

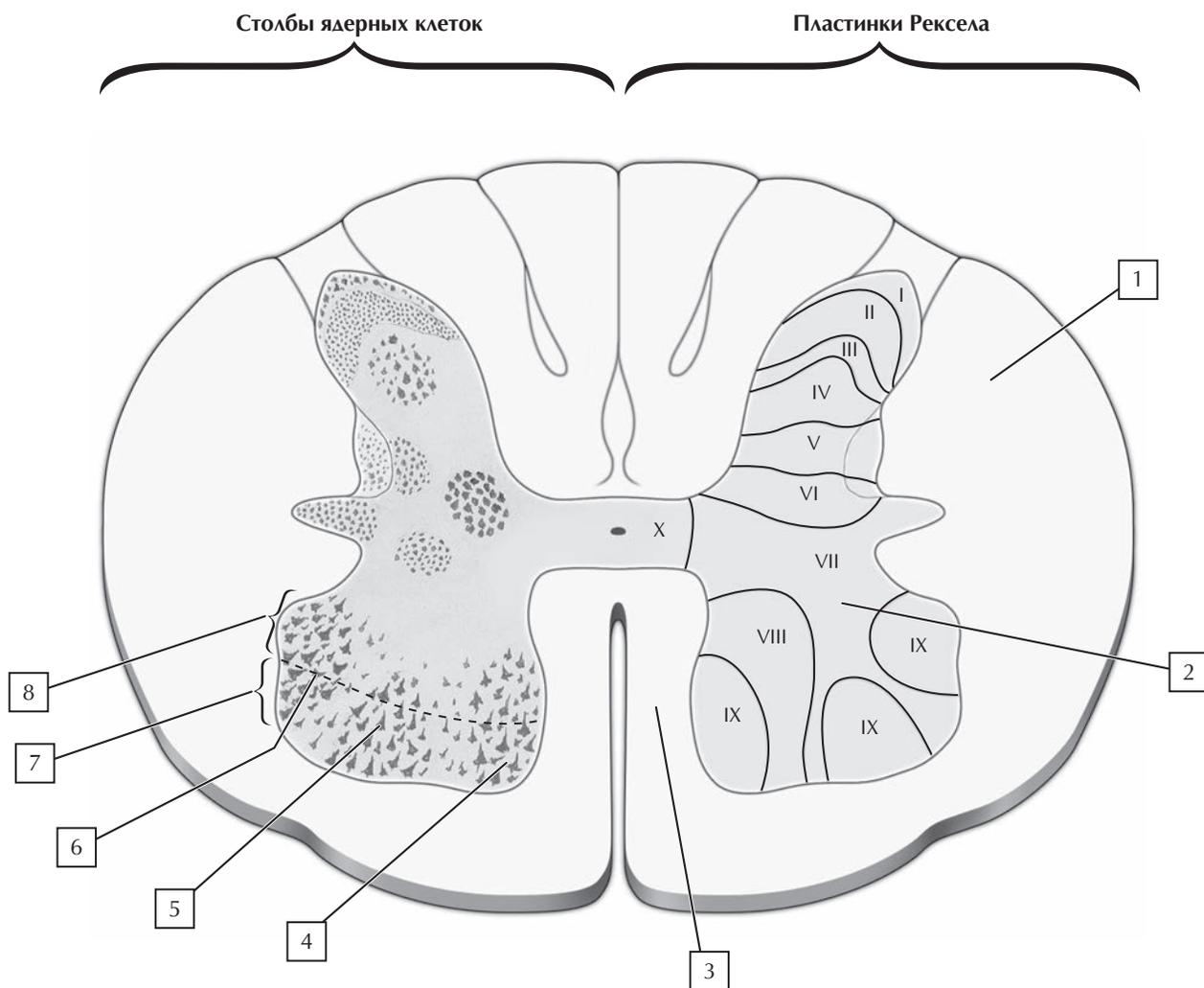
Клинический комментарий

Целевое поведение человека обеспечивается благодаря синхронной работе надежной и полностью функционирующей системы альфа-НДН и связанных с ней скелетных мышечных волокон. Недостаток АЦХ в области нейромышечного синапса при активации мышечных волокон приводит к тому, что мышца не может сократиться. Мышечная мембрана не достигает порогового значения и запускает потенциал действия. Это явление наблюдается при тяжелой миастении (миастении гравис), когда аутоантитела блокируют никотиновые холинергические рецепторы.

Если высвобожденный АЦХ не будет быстро гидролизоваться при помощи ацетилхолинэстеразы, то он начнет накапливаться в нейромышечном синапсе, что приведет сначала к спазму, а затем к параличу.

Повреждение НДН может развиваться быстро, например, при вирусной инфекции, а может постепенно, как в случае бокового амиотрофического склероза (объединенное дегенеративное заболевание НДН-ВДН). Поражение НДН может привести к нарушению частоты разрядов нервных импульсов и формированию пароксизмальной очереди сокращений мышечных волокон (мышечных подергиваний), проявляющихся в виде фасцикуляций. Их называют также «агональными вспышками» — сигналами потенциального «гибельного водоворота» НДН. При этом НДН ассоциированные мышечные волокна утрачивают иннервацию, у них начинается денервационная атрофия. Их единственным ответом становятся слабые невидимые реакции на мембране — фибрилляции. Тонус, сила, рефлексы, движения мышечных волокон будут отсутствовать.

А. Цитоархетиктоника серого вещества спинного мозга



Б. Представительство двигательных нейронов



НДН ствола мозга, считающиеся двигательными компонентами черепных нервов, находятся в верхней части шейного отдела спинного мозга, продолговатого мозга, ствола и среднего мозга. С анатомической и эмбриологической точек зрения НДН расположены в двух продольных столбах. Медиальный столб происходит из общей соматической эфферентной системы и состоит из внеглазных НДН (**глазодвигательное, блоковое и отводящее ядра**) и **подъязычного ядра**. Латеральный столб берет начало из специальной висцеральной эфферентной системы и состоит из **двигательного ядра тройничного нерва, двигательного ядра лицевого нерва, двойного ядра и спинномозгового добавочного ядра**. Эти двигательные ядра черепных нервов направляют свои аксоны через ткани ЦНС к определенным черепным нервам и к ассоциированным волокнам скелетной мускулатуры головы и шеи. Не все двигательные ядра черепных нервов получают входящие сигналы от мышечных веретен или имеют «напарника» в виде гамма-НДН. Система тройничного нерва имеет в своем составе первичную систему «ганглионарных клеток» афферентных волокон Ia, находящуюся внутри ЦНС — среднемозговое ядро тройничного нерва — единственную группу первичных чувствительных клеток, расположенных непосредственно в ЦНС. Афферентные волокна Ia, в основном, связаны с жевательными мышцами (ответственны за используемый в клинической практике нижнечелюстного рефлекса) и, вероятно, с наружными мышцами глаза.

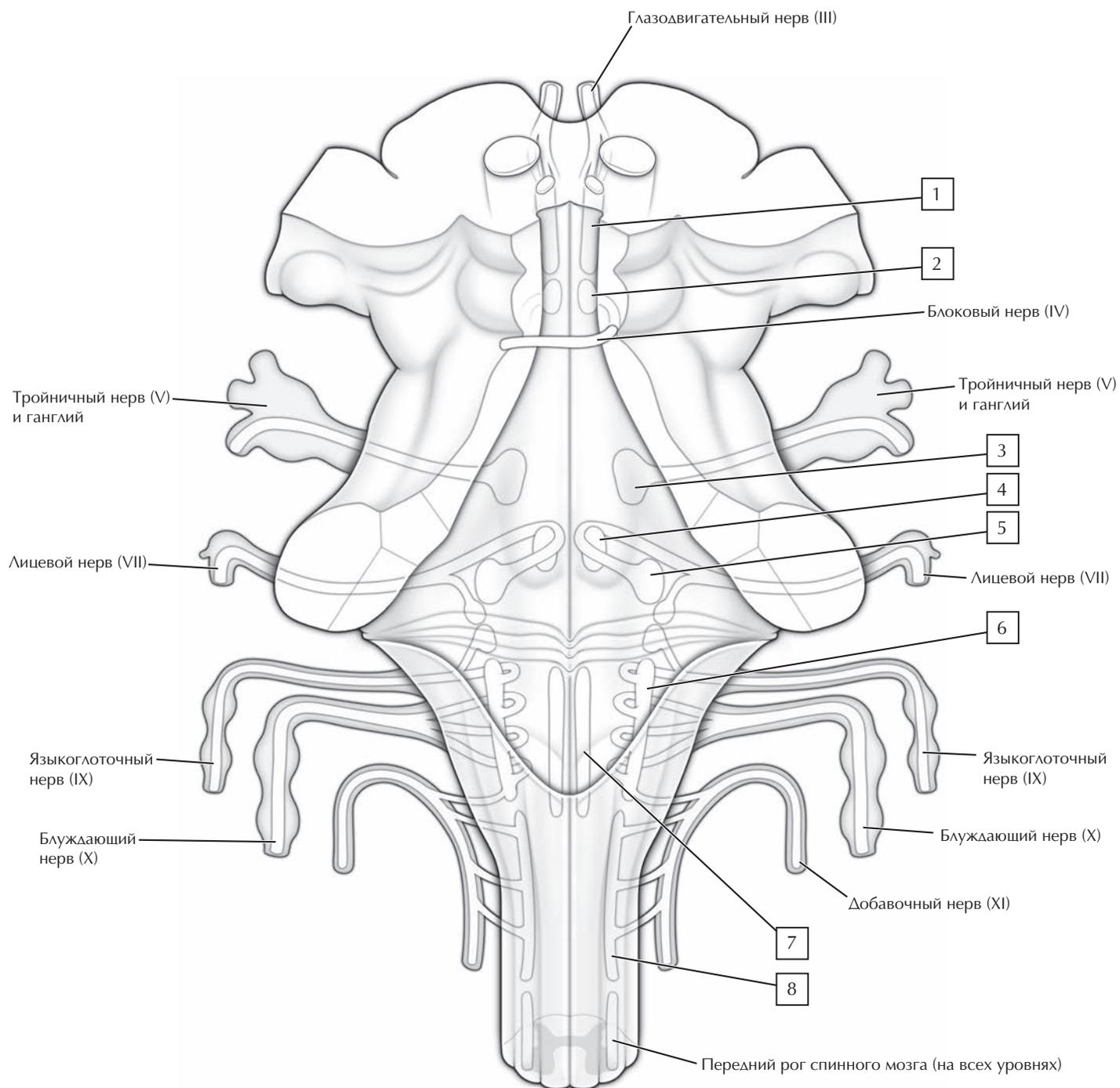
Эта клеточная группа НДН находится под контролем ВДН, как и в случае НДН спинного мозга. Ядра НДН ствола мозга находятся под частичным контролем со стороны корково-луковичного пути, происходящего от латеральной части двигательной коры и преддвигательной коры.

РАСКРАСЬТЕ каждую из приведенных ниже структур отдельным цветом.

- 1. Глазодвигательное ядро
- 2. Ядро блокового нерва
- 3. Двигательное ядро тройничного нерва
- 4. Отводящее ядро
- 5. Двигательное ядро лицевого нерва
- 6. Двойное ядро
- 7. Подъязычное ядро
- 8. Добавочное ядро спинного мозга

Клинический комментарий

Ядра III, IV и V черепных нервов участвуют в точной координации движений глаза, позволяющих выполнять скрупулезный анализ окружающего мира посредством зрительной системы. Утрата способности к бинокулярной координации может привести к диплопии, головокружению, пространственной дезориентации и потере возможности выполнения скоординированных действий. Двигательное ядро тройничного нерва участвует в процессах жевания и потребления пищи (вместе с ядром XII черепного нерва и двойным ядром). Ядра лицевого нерва формируют различные выражения лица — важный компонент общения между людьми. Двойное ядро ответственно за функции речи и глотания. В этих же процессах задействовано также и подъязычное ядро. Из-за своей исключительной важности для многих поведенческих функций эти ядра находятся под непосредственным контролем двигательной коры и преддвигательной коры латеральной части прецентральной извилины.



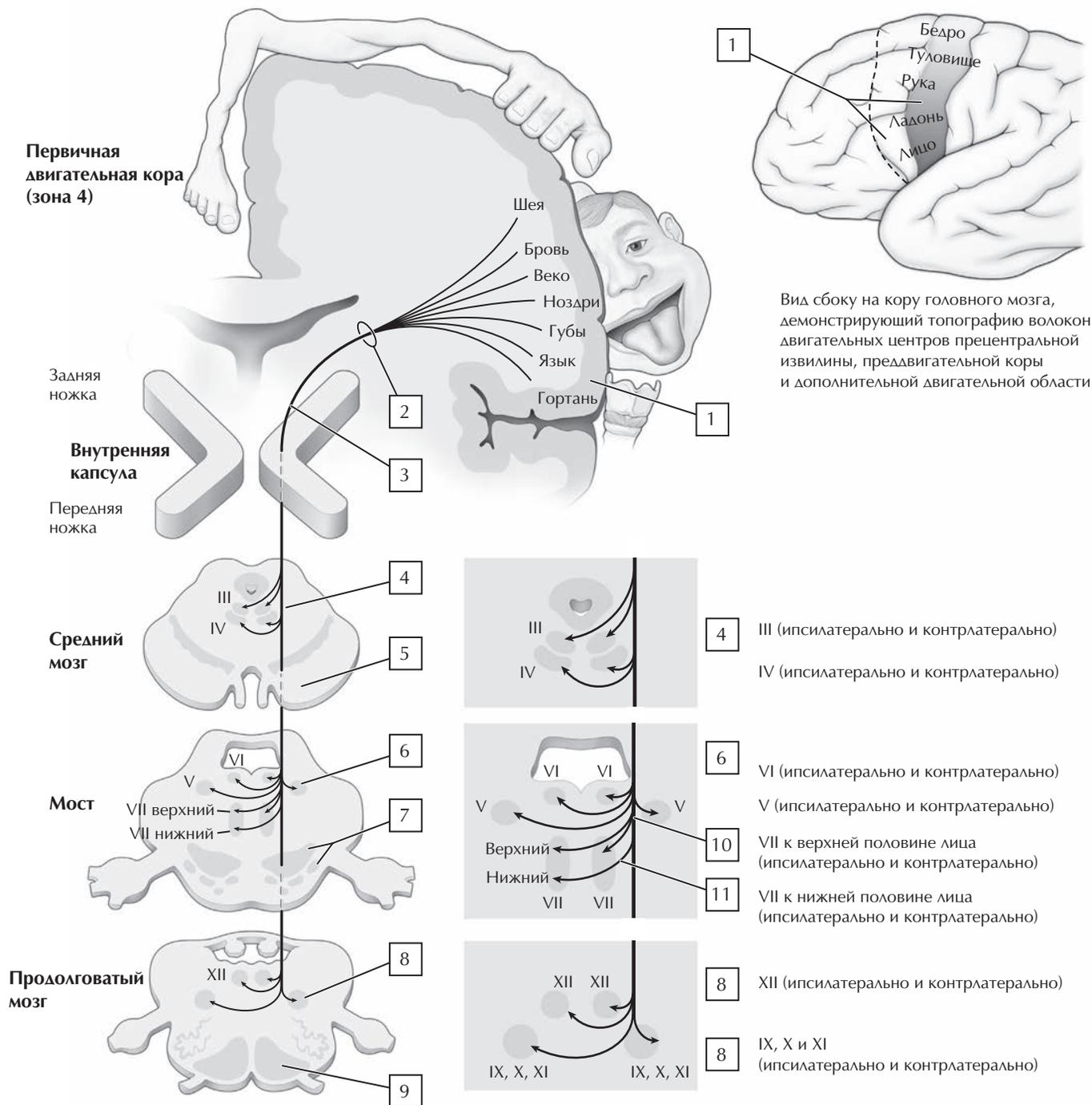
Корково-луковичный путь начинается от латеральной части первичной двигательной коры (зона 4) и области преддвигательной коры (зона 6). Представительство головы и шеи в этих регионах **двигательной и преддвигательной коры**, в отличие от других областей тела, расположено крайне диспропорционально (за исключением зон представительства рук). Эти области коры головного мозга получают входящие сигналы от многих других областей переднего мозга, включая лимбические структуры (например, миндалевидное тело), центры речи и прочие структуры. **Корково-луковичные аксоны** нисходят через **колени внутренней капсулы**, продолжают через **ножку мозга**, а затем идут в составе **пучков аксонов в основании моста и пирамиды продолговатого мозга**. Аксоны покидают эти системы волокон и образуют синапсы с двигательными ядрами черепных нервов среднего мозга (внеглазничными). Затем они идут вниз к добавочному ядру спинного мозга (верхний шейный отдел спинного мозга). Корково-луковичная система отдает ответвления билатерально ко всем двигательным ядрам черепных нервов (**ядра III, IV, VI, XII, V, VII черепных нервов верхней части лица, двойное ядро и ядро ЧН XII**), кроме **лицевых двигательных ядер нижней половины лица**, с которыми она образует только контрлатеральные связи.

РАСКРАСЬТЕ каждую из приведенных ниже структур отдельным цветом.

- 1. Двигательная и преддвигательная кора прецентральной извилины
- 2. Корково-луковичные аксоны
- 3. Колени внутренней капсулы
- 4. Билатеральное корково-луковичное распределение волокон к ядрам ЧН III и IV
- 5. Ножка мозга
- 6. Билатеральное корково-луковичное распределение к ядру ЧН VI
- 7. Пучки в основании моста
- 8. Билатеральное корково-луковичное распределение волокон к двойному ядру, ядрам ЧН XI и XII и добавочному ядру спинного мозга
- 9. Пирамида продолговатого мозга
- 10. Билатеральное корково-луковичное распределение волокон к ядру ЧН VII для верхней части лица
- 11. Билатеральное корково-луковичное распределение волокон к ядру ЧН VII для нижней части лица

Клинический комментарий

Корково-луковичный путь образует связи с обеими половинами ствола мозга и обеспечивает их функциональный контроль, а также формирует синапсы со всеми двигательными ядрами черепных нервов, кроме части ядра ЧН VII, отдающего аксоны к мышцам нижней половины лица. Эта система мышц нижней половины лица управляется отдельно при помощи контрлатеральных корково-луковичных аксонов. При повреждении колена внутренней капсулы в результате сосудистого поражения (или других причин) вдоль задней ножки внутренней капсулы развивается контрлатеральная гемиплегия и контрлатеральное опущение мышц нижней половины лица (мышцы верхней части лица не будут парализованы). Важно отличать центральный паралич лица от периферического паралича (паралича Белла), который приводит к полному параличу на затронутой стороне, включая невозможность собрать складки на лбу или совершить движение любой мышцей лица. В клинических исследованиях было показано, что у некоторых пациентов обнаруживаются в основном контрлатеральные корково-бульбарные связи с ядром ЧН XII и ипсилатеральные корково-спинномозговые соединения с добавочным ядром спинного мозга. Наличие у пациента этих двух необычных шаблонов распределения может привести к развитию тяжелых синдромов, связанных с поражением корково-спинномозгового пути, включая инсульт, однако последствия как правило длятся недолго.



Корково-спинномозговой путь — это главная система НДН переднего мозга, контролирующая ловкие осознанные движения и участвующая в регуляции обширной каскадной цепи НДН спинного мозга, ответственных за сложноорганизованное поведение, которое противопоставляется обычному мышечному тону и осанке. Корково-спинномозговой путь начинается от наиболее выпуклой части **двигательной коры**, а также от **зоны преддвигательной коры** и **дополнительной двигательной области** (зоны 4 и 6). Некоторые исследователи считают, что в образовании корково-спинномозгового пути также участвуют ответвления, идущие от постцентральной извилины, а именно от области первичной чувствительной коры (зоны 3, 1 и 2). Аксоны этой чувствительной области нельзя считать частью системы ВДН, управляющей НДН спинного мозга несмотря на то, что они входят в состав корково-спинномозгового пути.

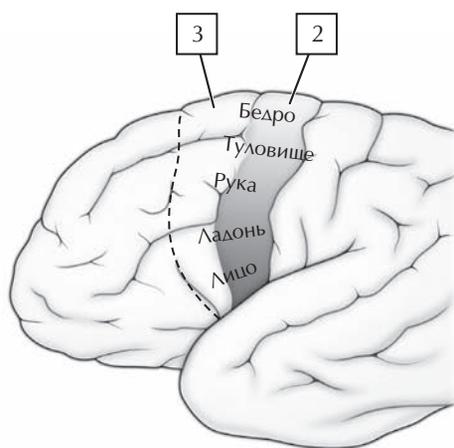
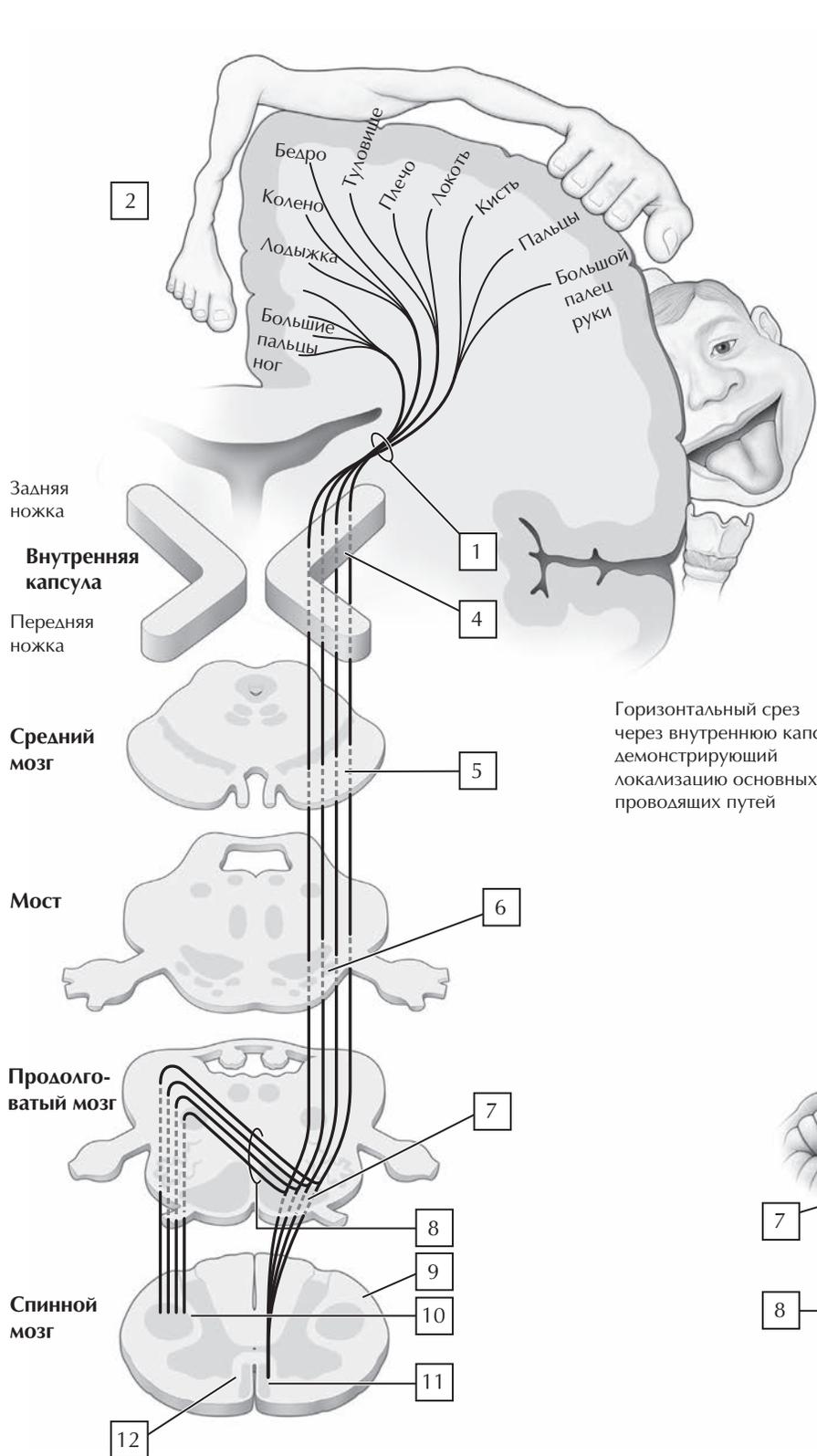
Аксоны входят в состав системы корково-ядерных волокон, заканчивающихся во вторичных чувствительных ядрах (тонком и клиновидном ядрах, заднем роге спинного мозга) и участвуют в регуляции лемнисковой чувствительной системы. Аксоны корково-спинномозгового пути проходят через ипсилатеральную **заднюю ножку внутренней капсулы, ножку мозга, пучки в основании моста и пирамиды продолговатого мозга**. В каудальном отделе продолговатого мозга приблизительно 80% аксонов пересекают срединную линию **в перекресте пирамид** (разделяющую линию между продолговатым мозгом и шейным отделом спинного мозга) и нисходят **в латеральном корково-спинномозговом пути в заднелатеральном канатике**. Эти аксоны оканчиваются в латеральной и центральной частях переднего рога спинного мозга, в основном в его шейном отделе. Они принимают участие в выполнении тонких, ловких движений. Эти аксоны образуют синапсы с НДН при помощи ассоциированных преддвигательных вставочных нейронов, но также могут образовывать непосредственные синапсы с НДН (у 10% людей). Оставшиеся 20% корково-спинномозговых аксонов продолжают движение вниз **в переднем канатике** в качестве **переднего корково-спинномозгового пути**, а затем пересекают срединную линию на уровне синапса через переднюю белую спайку. В пункте назначения они образуют синапсы с НДН и вставочными нейронами, связанными с мышцами туловища и мышцами верхней конечности. Только несколько корково-спинномозговых аксонов остаются ипсилатерально и образуют синапсы с ипсилатеральными НДН или вставочными нейронами. Корково-спинномозговые аксоны образуют синапсы как с альфа-НДН, так и с гамма-НДН, участвуя в регуляции их деятельности, а также запускают процесс альфа-гамма-коактивации.

РАСКРАСЬТЕ каждую из приведенных ниже структур отдельным цветом.

- 1. Корково-спинномозговой путь
- 2. Первичная двигательная кора прецентральной извилины (зона 4)
- 3. Преддвигательная кора и дополнительная двигательная область (зона 6)
- 4. Задняя ножка внутренней капсулы
- 5. Ножка мозга
- 6. Пучки в основании моста
- 7. Пирамиды продолговатого мозга
- 8. Перекрест пирамид (двигательный перекрест)
- 9. Дорсолатеральный пучок спинного мозга
- 10. Латеральный корково-спинномозговой путь
- 11. Передний корково-спинномозговой путь
- 12. Передний канатик спинного мозга

Клинический комментарий

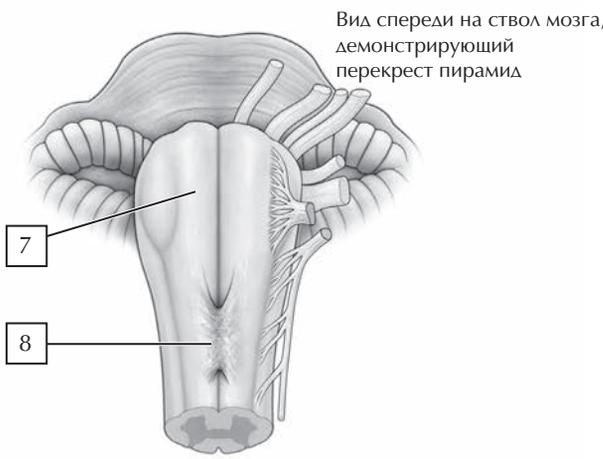
Аксоны корково-спинномозгового пути редко повреждаются по отдельности. В задней ножке внутренней капсулы аксоны корково-спинномозгового пути проходят вместе с корково-красноядерными аксонами и другими корковыми волокнами к другим ВДН. В действительности повреждение корково-спинномозгового пути происходит совместно с аксонами красноядерно-спинномозгового пути в заднелатеральном пучке. Комбинация повреждения корково-спинномозговой и корково-красноядерной систем приводит к развитию классического синдрома ВДН, гемиплегии (приводящей к спастике), гипертонусу, гиперрефлексии и появлению патологических рефлексов (например, подошвенного разгибательного рефлекса, мышечных подергиваний). Повреждение единственной зоны, где аксоны корково-спинномозгового пути проходят в изоляции, в области пирамид продолговатого мозга, в результате инфаркта срединной артериальной ветви вертебробазиллярного бассейна приводит к трудностям пациента при попытке согнуть пальцы и кисть, развитию легкого гипотонуса, хотя мышечный спазм при этом не наблюдается. Таким образом подтверждается не только роль аксонов корково-спинномозгового пути в ловких движениях рук, но и то, что попытка классифицировать повреждения системы ВДН в задней ножке внутренней капсулы или в заднелатеральном канатике спинного мозга в качестве «синдрома пирамидного пути» в корне неверна.



Вид сбоку на кору головного мозга, топография волокон двигательных центров прецентральной извилины, преддвигательной коры и дополнительной двигательной области



Горизонтальный срез через внутреннюю капсулу, демонстрирующий локализацию основных проводящих путей



Вид спереди на ствол мозга, демонстрирующий перекрест пирамид

Некоторые исследователи описывают корково-красноядерную систему в качестве опосредованной корково-спинномозговой системы с более выраженным контролем за мускулатурой верхней конечности, в противоположность корково-спинномозговому пути, предназначенному для контроля за тонкими, ловкими движениями нижних конечностей. Ранее считалось, что эта система не имеет важного значения для жизнедеятельности человека, так как количество большесклеточных нейронов в ней невелико, однако недавние функциональные исследования показали, насколько важную роль она играет. **Красное ядро** — это большое ядро, расположенное в среднем мозге. Оно получает топографические входящие сигналы от ипсилатеральной **первичной двигательной коры (зоны 4)**. Аксоны клеток красного ядра среднего мозга в области **переднего покрышечного перекреста** нисходят в **латеральной части ствола мозга** и продолжают движение в **заднелатеральном пучке спинного мозга**. Перекрещенный **красноядерно-спинномозговой путь** проходит совместно с латеральным корково-спинномозговым путем, при этом некоторые из аксонов перекрещиваются внутри. Красноядерно-спинномозговые аксоны оканчиваются в основном на группе вставочных нейронов переднего рога, связанных как с альфа-, так и с гамма-НДН, в частности с теми, которые образуют синапсы с мускулатурой верхней конечности (особенно с **НДН мышц-сгибателей** верхних конечностей).

Красноядерно-спинномозговой путь имеет различное функциональное предназначение у человека и у четвероногих. У людей красноядерно-спинномозговые аксоны обеспечивают сгибание в верхних конечностях и предотвращают

сгибание в нижних конечностях. Некоторые аксоны нейронов красных ядер обеспечивают ипсилатеральную передачу сигналов к **ядрам ретикулярной формации**, ответственной за двигательную регуляцию тонуса сгибателей и осанку. **Мозжечок (шаровидное и пробковидное ядра)** обеспечивает обратную связь красного ядра.

Клинический комментарий

Повреждение красного ядра и красноядерно-спинномозгового пути редко происходит отдельно. Наиболее частым местом поражения являются задняя ножка внутренней капсулы (корково-спинномозговые аксоны и красноядерно-спинномозговые аксоны) или заднелатеральный пучок спинного мозга (латеральный корково-спинномозговой путь и красноядерно-спинномозговой путь). Повреждение заднелатерального пучка приводит к развитию ипсилатерального к месту поражения классического синдрома ВДН (так как аксоны уже пересеклись) со спазмом мышц, гипертонусом, гиперрефлексией и появлением патологических рефлексов. Повреждение в области внутренней капсулы приводит к аналогичной клинической картине на контралатеральной к поражению стороне, так как корково-спинномозговые и красноядерно-спинномозговые аксоны еще не пересеклись. При повреждении коры головного мозга (и корково-спинномозговых аксонов) происходит растормаживание красных ядер, что приводит к сгибанию верхней конечности (в результате действия расторможенных красных ядер), а нижняя конечность при этом разгибается (в результате суммарного действия определенных групп ВДН ствола мозга). Такое состояние называется «декортикация» (декортикационная ригидность). При распространении поражения в каудальном направлении утрачивается сгибательное влияние красных ядер на верхние конечности. Мускулатура верхней конечности остается, в основном, под влиянием латерального преддверно-спинномозгового пути и ретикулярного пути. Латеральный преддверно-спинномозговой путь и ретикулярный путь моста оказывают мощное разгибательное влияние на все четыре конечности (децеребрационная поза) и мышцы шеи (опистотонус). Такой потенциально возможный переход от декортикационной ригидности к децеребрационной позе подчеркивает функциональную важность вышеперечисленных систем.

РАСКРАСЬТЕ каждую из приведенных ниже структур отдельным цветом.

1. Первичная двигательная кора (зона 4)
2. Входящие сигналы от мозжечка (шаровидное и пробковидное ядра) к красному ядру
3. Красное ядро
4. Передний покрышечный перекрест
5. Красноядерно-спинномозговой путь латеральной части ствола мозга
6. Латеральный корково-спинномозговой путь
7. Влияние красноядерно-спинномозгового пути на НДН мышц-сгибателей
8. Красноядерно-спинномозговой путь в заднелатеральном пучке спинного мозга
9. Медиальная ретикулярная формация

