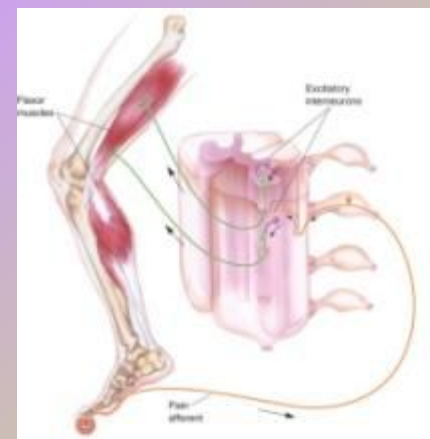
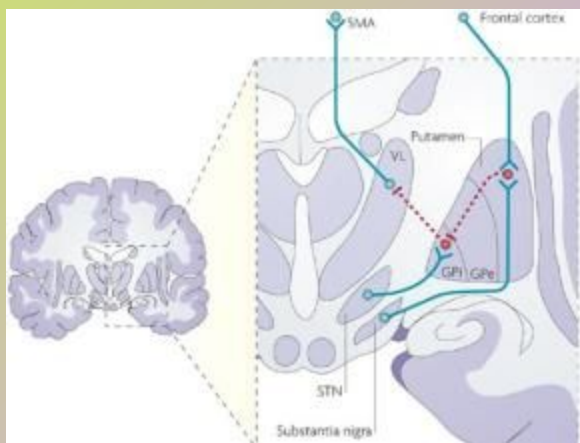
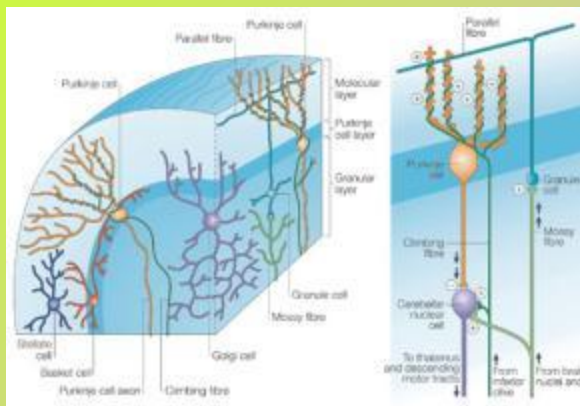


Физиология ЦНС.

Курс лекций для студентов-психологов (дневн. отд., МГУ)

Лектор: проф. Дубынин В.А.



Лекция 13. Двигательные рефлексy спинного мозга. Локомоция: центры конечностей, тонические и фазические управляющие влияния. Произвольные движения: премоторная и моторная кора. Автоматизация движений: мозжечок и базальные ганглии.

Внимание!

16 мая состоится тестирование по лекциям 11-14 по особому расписанию:

Группы 1-2 – с 9-00 до 9-55 Группы 3-4 – с 10-00 до 10-55

Группы 5-6 – с 11-00 до 11-55 Группы 7-8 – с 12-00 до 12-55

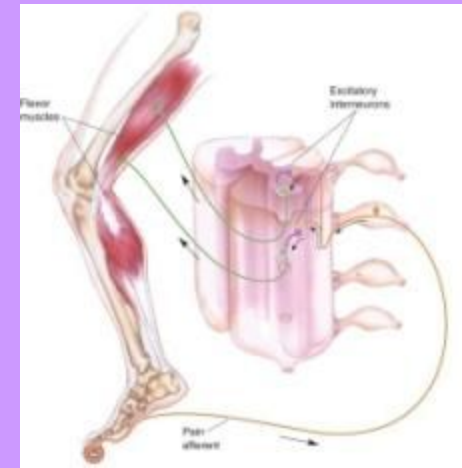
Кроме тестов по лекциям 11-14, каждый желающий 16 мая сможет переписать (или написать – при пропуске по неуважительной причине) еще 2 теста по лекциям 1-10.

Пропустившие семинары по уважительной причине (наличие справки) могут, кроме того, написать соответствующие тесты (в этом случае они должны прийти к своему преподавателю в группы 1-4).

Пропустившие более 2-х тем (более одного семинара) по неуважительной причине должны будут в день экзамена сдать лектору письменные (рукописные) работы по пропущенным и «неотработанным» 16 мая темам (ответы на 40 вопросов, расположенных в конце каждой лекции). Допуск к дальнейшему экзамену – при условии успешной сдачи письменных работ лектору.

Основные типы движений:

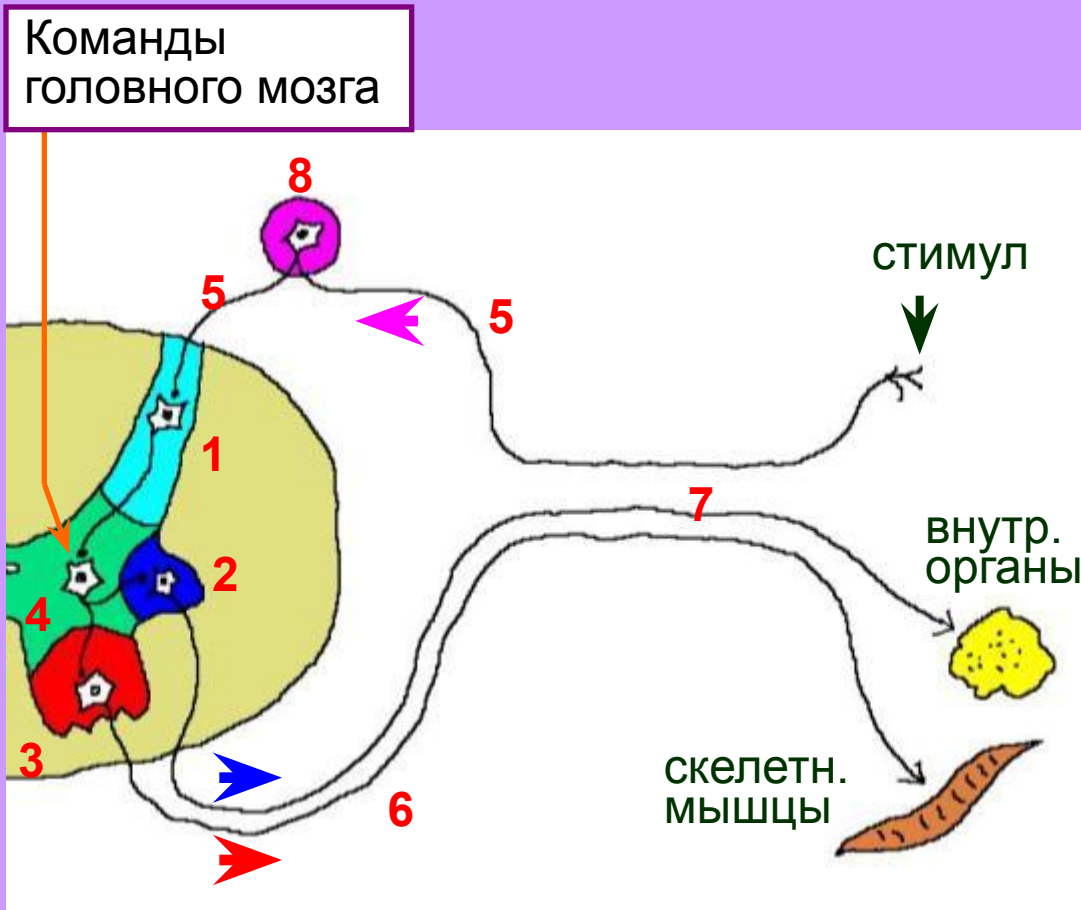
- 1) **рефлекторные** (в ответ на стимул; нет стимула – нет движения);
- 2) **локомоторные** (ритмически повторяющиеся движения; обеспечивают перемещение в пространстве; в основе – замкнутые контуры нейронов);
- 3) **произвольные**: новые движения в новых условиях; управляет кора больших полушарий, используя сенсорный (прежде всего, зрительный) контроль;
- 4) **автоматизированные**: при многократных повторях параметры произвольного, локомоторного либо рефлекторного движения запоминают мозжечок и базальные ганглии, которые затем «подменяют» управляющие ими структуры.



Рефлекторные движения:

Возникают в ответ на стимул (врожденно заданный или ставший значимым в результате обучения).

В основе – врожденные или сформированные в ходе обучения рефлекторные дуги (как правило, полисинаптические).



Серое в-во спинного мозга: задние рога (1), боковые рога (2), передние рога (3), промежуточное ядро (4).

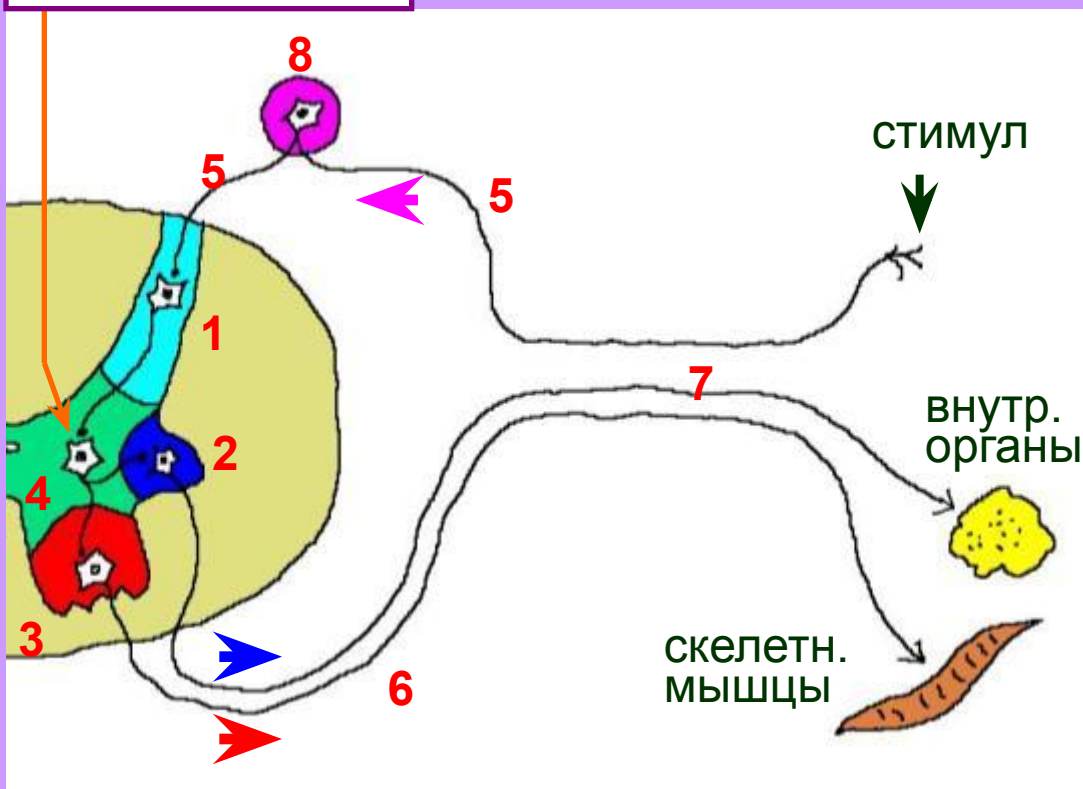
В задние рога входят задние корешки (5); из передних и боковых рогов выходят передние корешки (6).

Передние и задние корешки сливаются в спинномозговой нерв (7). На задних корешках находятся спинномозговые ганглии (8), которые содержат сенсорные нейроны.

- А) нейроны спинномозгового ганглия воспринимают сенсорные стимулы и через задние корешки передают сигналы в задний рога серого в-ва.
- Б) нейроны заднего рога осуществляют первичную обработку сенсорных сигналов (не пропускают слабые и/или постоянно действующ. стимулы).
- В) нейроны промежуточного ядра сопоставляют сенсорные сигналы и команды головного мозга; в результате возможен запуск реакции.
- Г) дальнейшая передача сигнала в передний рога означает запуск двигательного ответа (возможен произвольный контроль).

Д) передача сигнала в боковой рога означает запуск вегетативного ответа (нет произвольного контроля).

Команды
головного мозга



Серое в-во спинного мозга: задние рога (1), боковые рога (2), передние рога (3), промежуточное ядро (4).

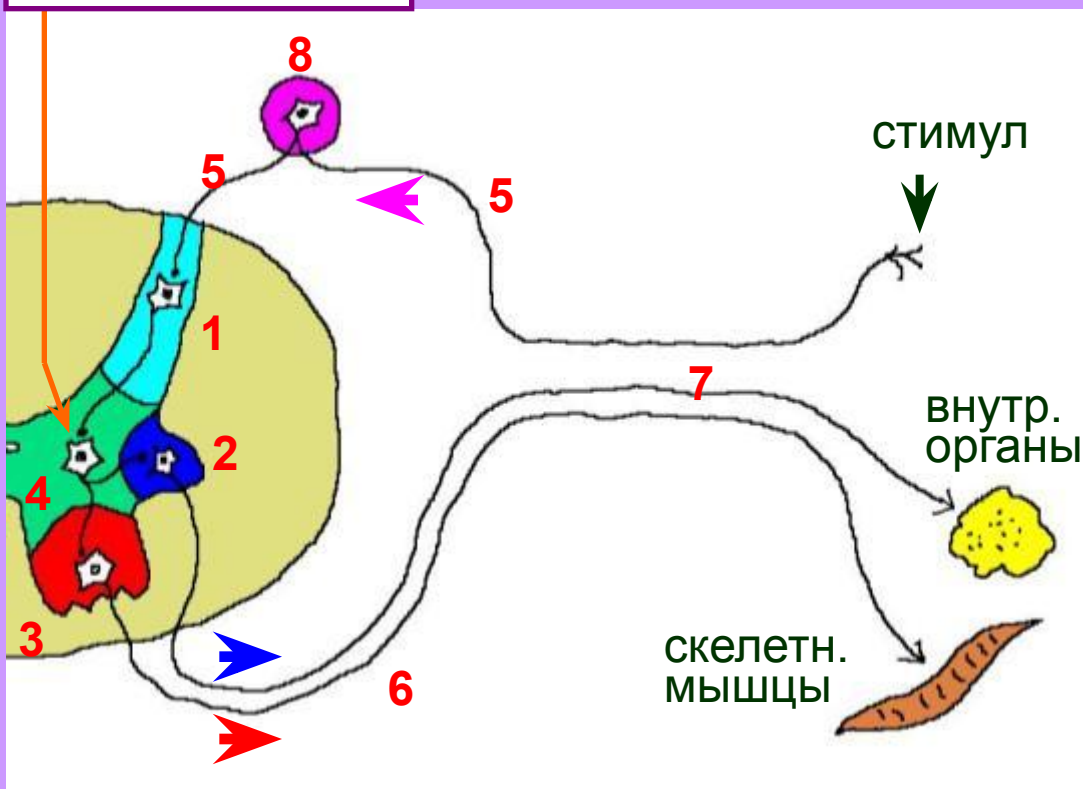
В задние рога входят задние корешки (5); из передних и боковых рогов выходят передние корешки (6).

Передние и задние корешки сливаются в спинномозговой нерв (7). На задних корешках находятся спинномозговые ганглии (8), которые содержат сенсорные нейроны.

- А) нейроны спинномозгового ганглия воспринимают сенсорные стимулы и через задние корешки передают сигналы в задний рог серого в-ва.
- Б) нейроны заднего рога осуществляют первичную обработку сенсорных сигналов (не пропускают слабые и/или постоянно действующ. стимулы).
- В) нейроны промежуточного ядра сопоставляют сенсорные сигналы и команды головного мозга; в результате возможен запуск реакции.
- Г) дальнейшая передача сигнала в передний рог означает запуск двигательного ответа (возможен произвольный контроль).

Д) передача сигнала в боковой рог означает запуск вегетативного ответа (нет произвольного контроля).

Команды
головного мозга

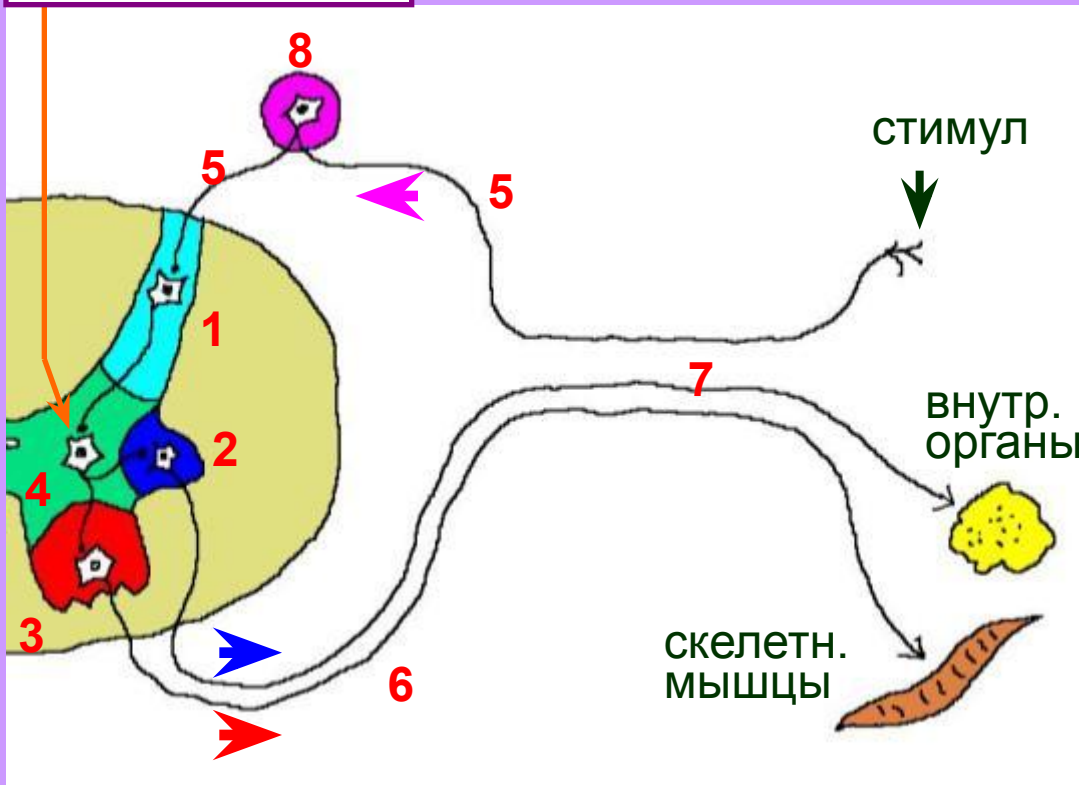


Пример: болевой стимул запускает сгибание конечности и вегетативные реакции; но тормозные влияния головного мозга способны задержать сокращения мышц. Однако при сильной боли головной мозг не успевает вмешаться, и рефлекс сгибания протекает по врожденно заданной схеме.

Характерные свойства сгибательного рефлекса:

- рефлекс стабилен и видоспецифичен (как и все врожденные рефлексы); запуск – болевой рецептор, реагирующий на повреждение;
- биологическая значимость: пассивно-оборонительный;
- чем сильнее стимул, тем больше мышц-сгибателей вовлекается в ответ; при очень сильной стимуляции активируются также разгибатели других конечностей («отпрыгнуть в сторону»);
- рефлекс полисинаптический (относительно медленный), в связи с чем возможен произвольный контроль.

Команды
головного мозга

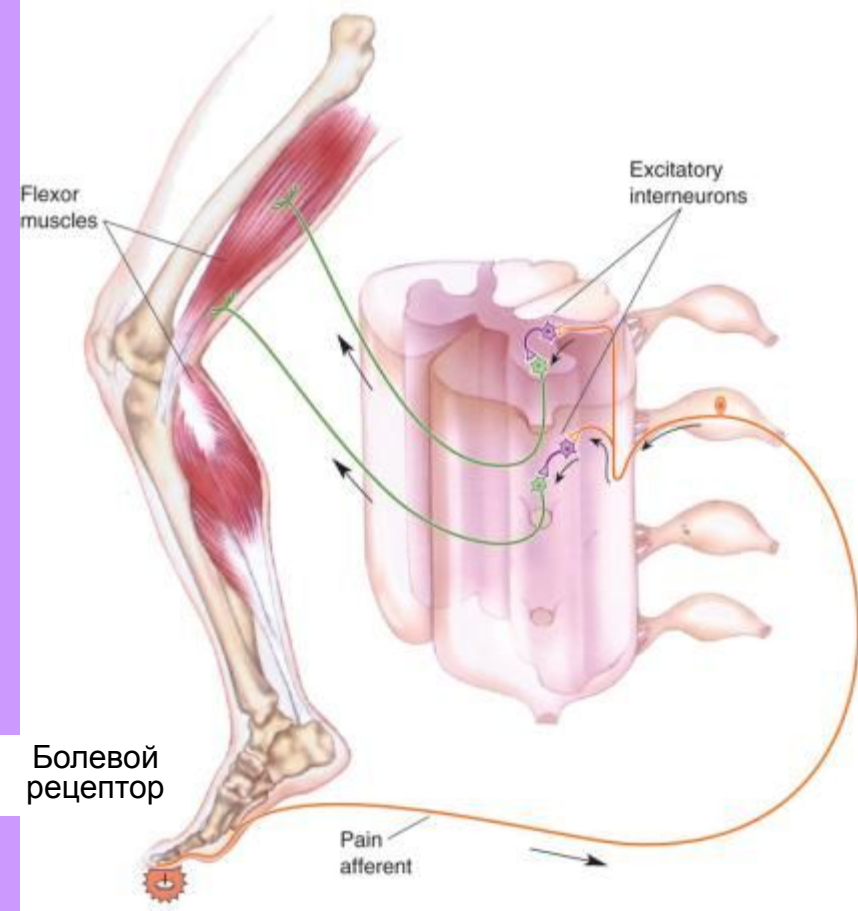


Пример: болевой стимул запускает сгибание конечности и вегетативные реакции; но тормозные влияния головного мозга способны задержать сокращения мышц.

Однако при сильной боли головной мозг не успевает вмешаться, и рефлекс сгибания протекает по врожденно заданной схеме.

Характерные свойства сгибательного рефлекса:

- рефлекс стабилен и видоспецифичен (как и все врожденные рефлексy); запуск – болевой рецептор, реагирующий на повреждение;
- биологическая значимость: пассивно-оборонительный;
- чем сильнее стимул, тем больше мышц-сгибателей вовлекается в ответ; при очень сильной стимуляции активируются также разгибатели других конечностей («отпрыгнуть в сторону»);
- рефлекс полисинаптический (относительно медленный), в связи с чем возможен произвольный контроль.



Обозначения:

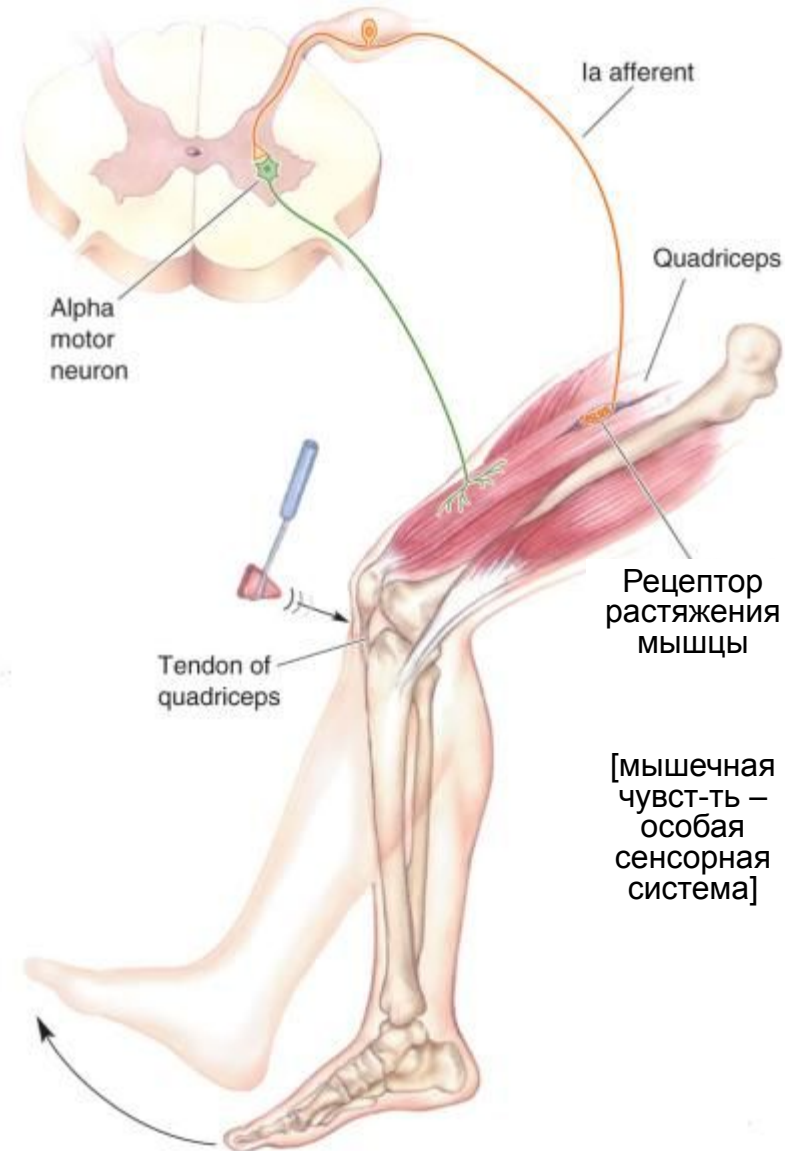
красный цвет – сенсорный нейрон спинно-мозгового ганглия;
фиолетовый – интернейроны задних рогов;
зеленый – мотонейроны.

Рефлекс сгибания возникает в ответ на болевой стимул (наступили на кнопку); сенсорный сигнал распространяется на два сегмента спинного мозга.

Интернейроны промежуточного ядра и влияния головного мозга на схеме не показаны.

Коленный рефлекс – частный случай миотатического рефлекса (рефлекса на растяжение мышцы):

- 1) мышца (в данной случае 4-хглавая мышца бедра) в ответ на растяжение сокращается – «упрямство» на мышечном уровне;
- 2) биологическая значимость: в ходе реальных движений обеспечивает усиление мышечных сокращений при появлении дополнительной нагрузки (без «обращения» к головному мозгу);
- 3) даже при очень сильном стимуле (ударе по сухожилию, активирующем рецептор растяжения мышцы) миотатический рефлекс в норме не выходит за пределы «своей» мышцы»;
- 4) рефлекс быстрый (моносинаптический): сигнал сенсорного нейрона передается сразу на мотонейрон, произвольного контроля практически нет; параллельно тормозятся мотонейроны мышц-антагонистов;
- 5) при патологиях спинного мозга в ответ на стимул коленный сустав разгибается не один, а несколько раз («заикливание» возбуждения из-за нарушения функций тормозных интернейронов).

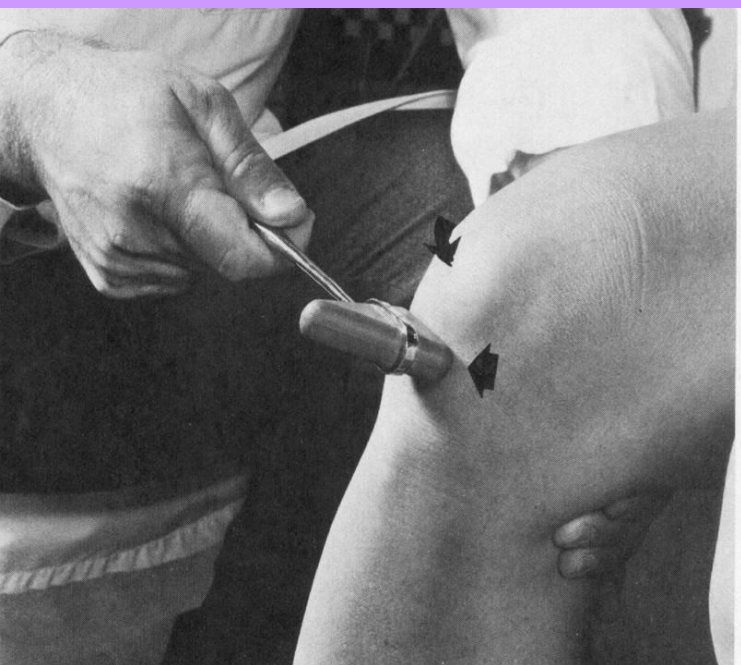




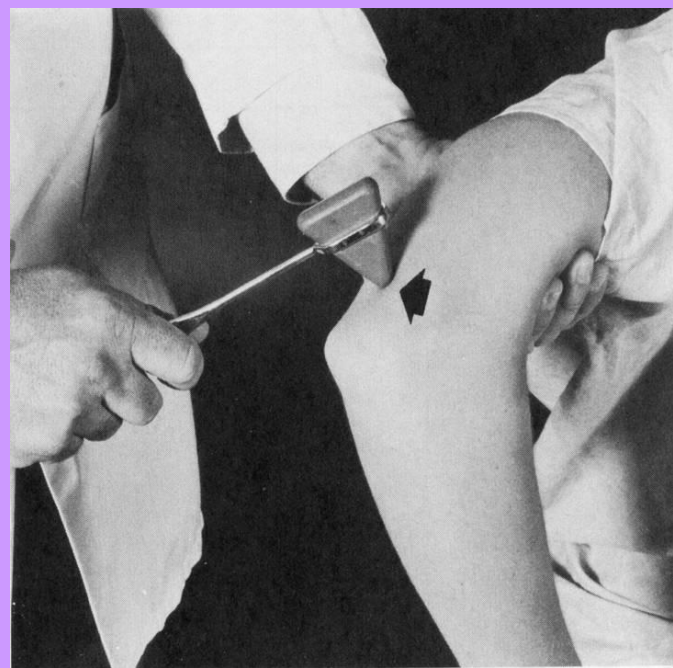
Ахиллово сухожилие (икроножная мышца): сегменты L5, S1-S2



Бицепс: сегменты C5-C6



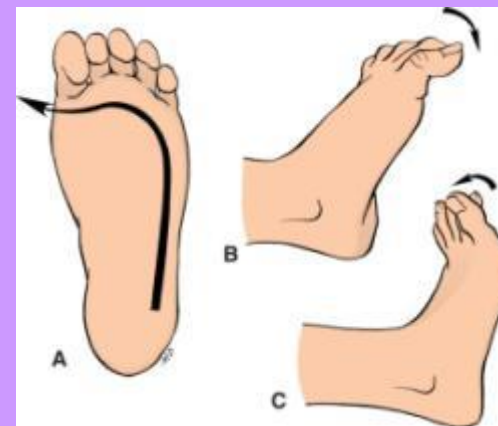
4-хглавая мышца бедра: L2-L4



Трицепс: C6-C8

Еще примеры двигательных рефлексов:

- рефлекс захвата пальца (на прикосновение к ладони);
- рефлекс Бабинского (разгибание пальцев стопы у новорожденного; позже сменяется сгибанием и может вновь появиться после травмы спинного мозга);
- рефлекс экстензорного толчка (на прикосновение к стопе; экстензоры – мышцы-разгибатели, флексоры – мышцы-сгибатели суставов);
- сосательный рефлекс (прикосновение к губам);
- мигательный рефлекс (пассивно-оборонительный);
- ориентировочный рефлекс на прикосновение к любой части



А, тестирование: провести ручкой молоточка по направлению стрелки.
В, норма (нет рефлекса Бабинского) – пальцы сгибаются вниз.
С, нарушение реакции (есть рефлекс Бабинского) – большой палец движется вверх.

Локомоция:

ритмически повторяющиеся движения (прежде всего, сгибания и разгибания конечностей, а также изгибы туловища), обеспечивающие перемещение в пространстве: шаг, бег, плавание, полет и т.п.

Основные вопросы:

Что собой представляет генератор локомоторного ритма?

Как взаимодействуют флексоры и экстензоры во время локомоции?

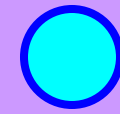
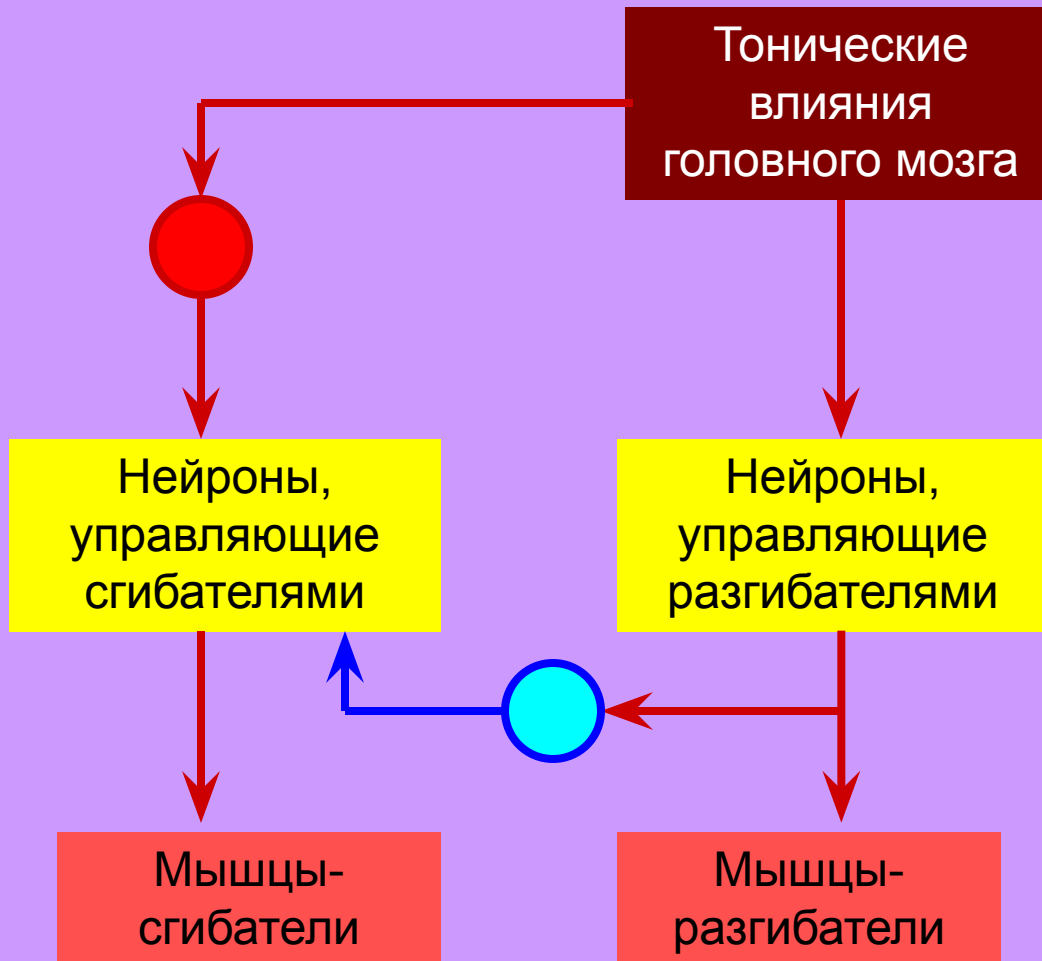
Как локомоторный сигнал передается от центра одной конечности к центру другой конечности?

Как головной мозг управляет локомоцией (запуск, скорость движений и др.)?

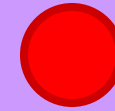


Генераторы локомоторного ритма:

два основных варианта – пейспекеры и «полуцентры конечностей».



– тормозный интернейрон (выключает сгибание)

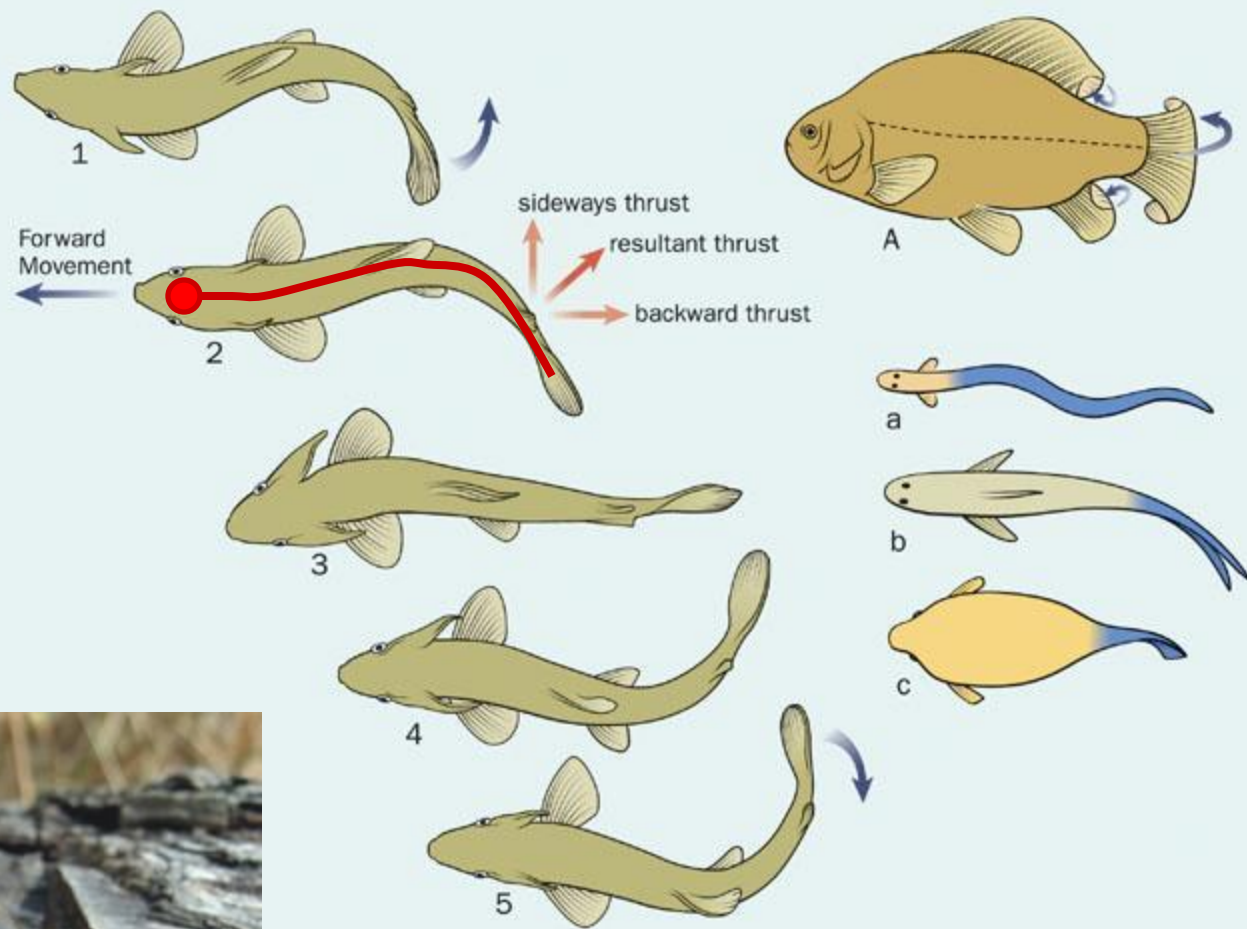


– нейрон-пейсмейкер:

при низкой активации головн. мозга ПД пейсмейкера отсутствуют = разгибание;
при достаточно сильной активации пейсмейкер начинает генерировать ритм и его ПД запускают сгибание, которое быстро сменяется разгибанием;
чем больше активация головн. мозга, чем чаще ритм (*так плавают рыбы; мы так дышим: вдох ≈ сгибание*).

У рыб:

нейроны-пейсмекеры находятся в продолговатом мозге, а их ПД распространяются по спинному мозгу.



У многоножки:

нейроны-пейсмекеры находятся в головных ганглиях, а их ПД распространяются по брюшной нервной цепочке.

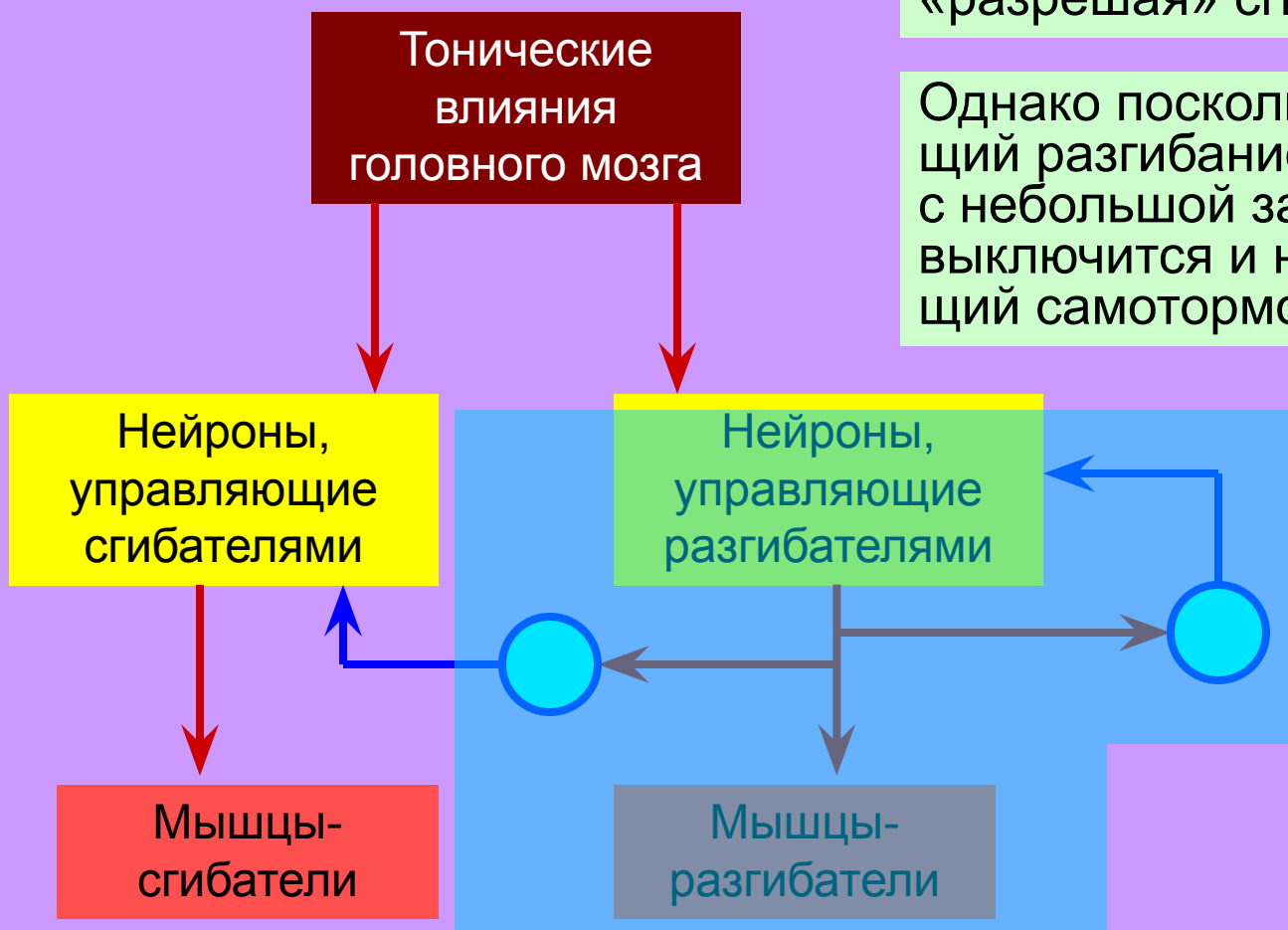
Более гибкий вариант – **полуцентры конечностей**.
Здесь не только конкурентное (реципрокное) торможение, но и самоторможение центра разгибания.

При низкой активации гол. мозга работает только реципрокное торможение = разгибание.

При достаточно сильной активации включается самоторможение, что устраняет разгибание и реципрокное торможение, тем самым «разрешая» сгибание.

Однако поскольку центр, управляющий разгибанием, затормозился, то с небольшой задержкой во времени выключится и нейрон, обеспечивающий самоторможение.

Это быстро приведет к возбуждению центра разгибания и запуску разгибания с параллельным выключением сгибания.



Затем вновь с небольшой задержкой во времени включится самоторможение, и весь цикл повторится.

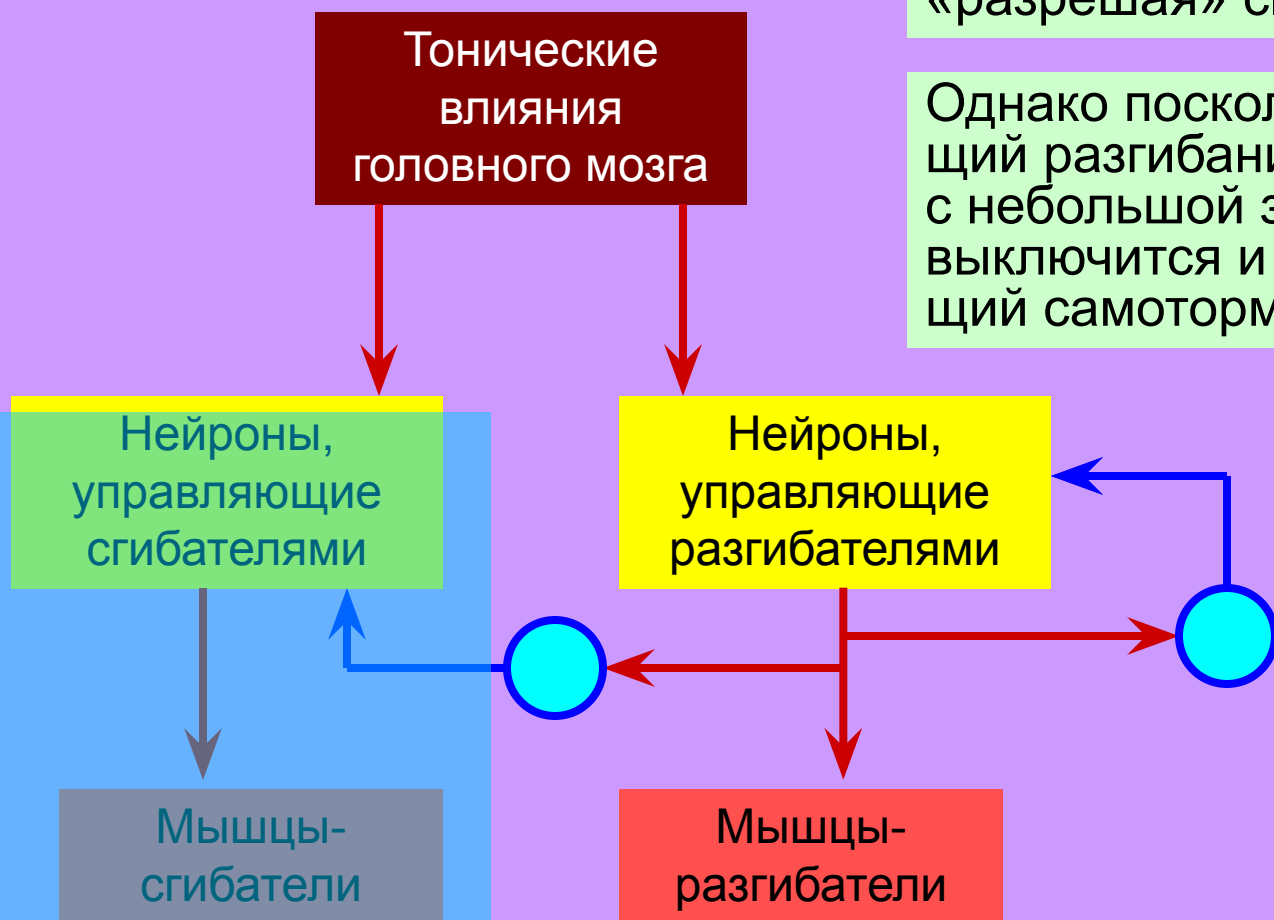
Чем больше активация головного мозга, тем чаще ритм.

При низкой активации гол. мозга работает только реципрокное торможение = разгибание.

При достаточно сильной активации включается самоторможение, что устраняет разгибание и реципрокное торможение, тем самым «разрешая» сгибание.

Однако поскольку центр, управляющий разгибанием, затормозился, то с небольшой задержкой во времени выключится и нейрон, обеспечивающий самоторможение.

Это быстро приведет к возбуждению центра разгибания и запуску разгибания с параллельным выключением сгибания.

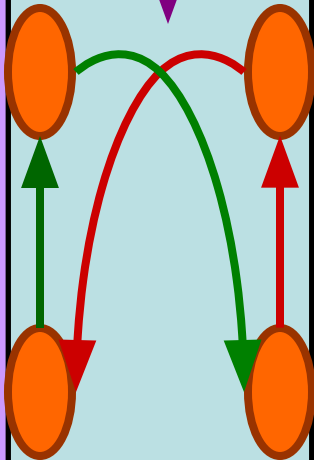


**Центры тонического
контроля локомоции**
(субталамус,
голубое пятно)



ЛевПер

ПравПер



ЛевЗадн

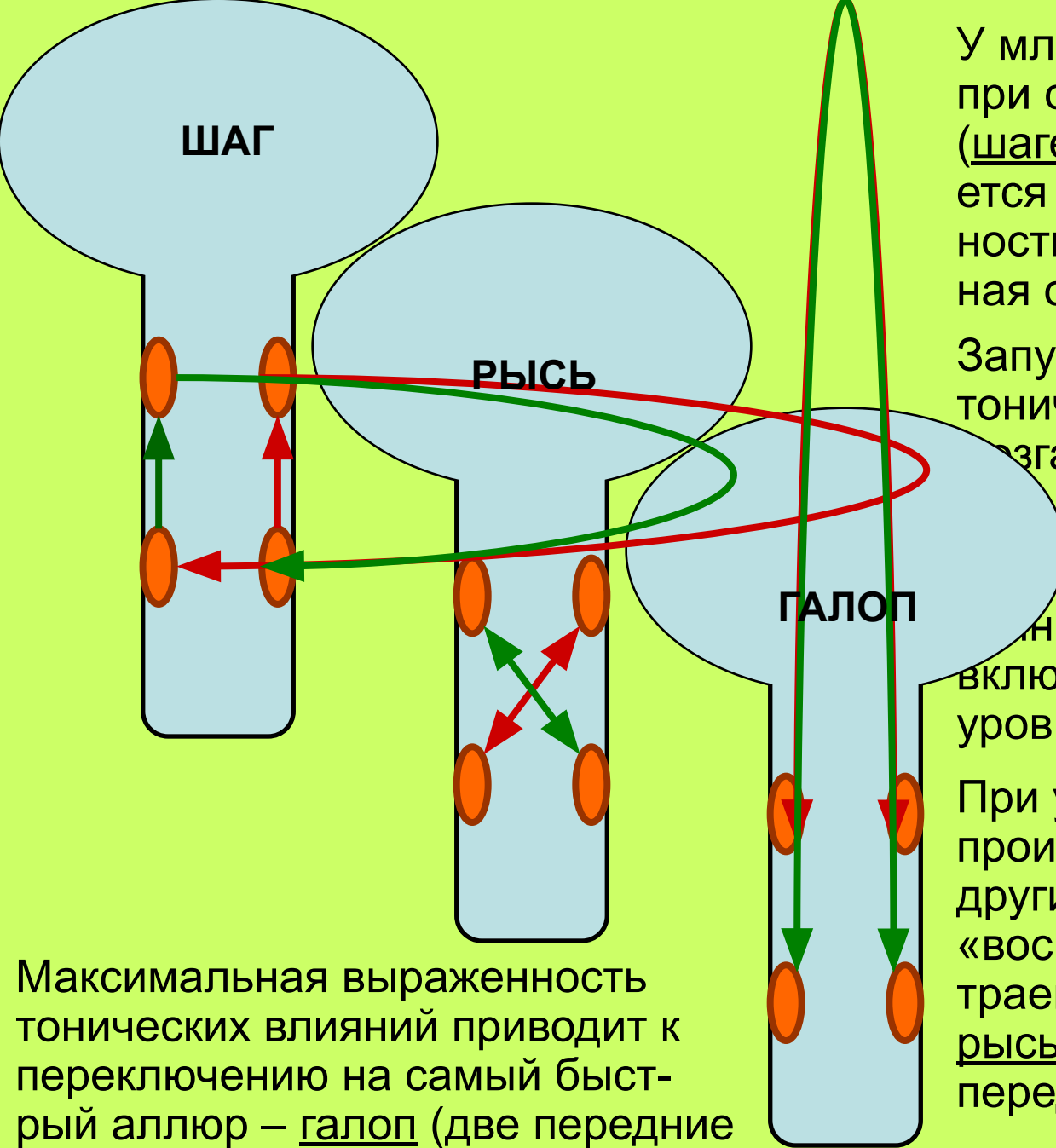
ПравЗадн

У млекопитающих 4 ноги, и при самом медленном аллюре (шаге) возбуждение передается с центра на центр конечности «по восьмерке», начиная обычно с задней лапы.

Запуск локомоции – за счет тонических влияний головного мозга.

Траекторию «восьмерки» создают цепи интернейронов спинного мозга, которые включаются при определен. уровне тонических влияний.

При усилении этих влияний происходит переключение на другие цепи интернейронов, «восьмерку» замещает иная траектория, и шаг сменяется рысью или иноходью (одна передняя + одна задняя).

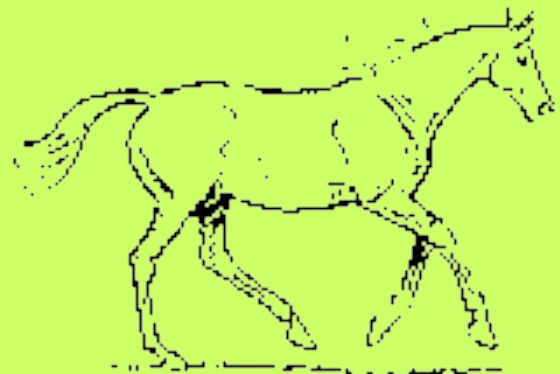
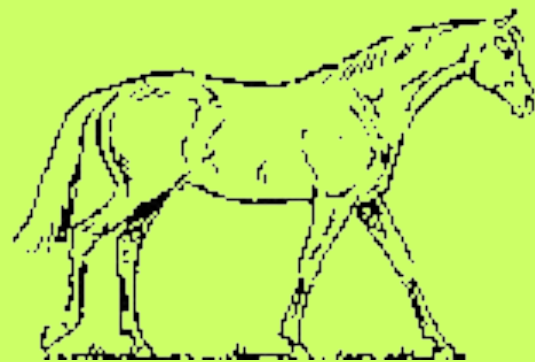
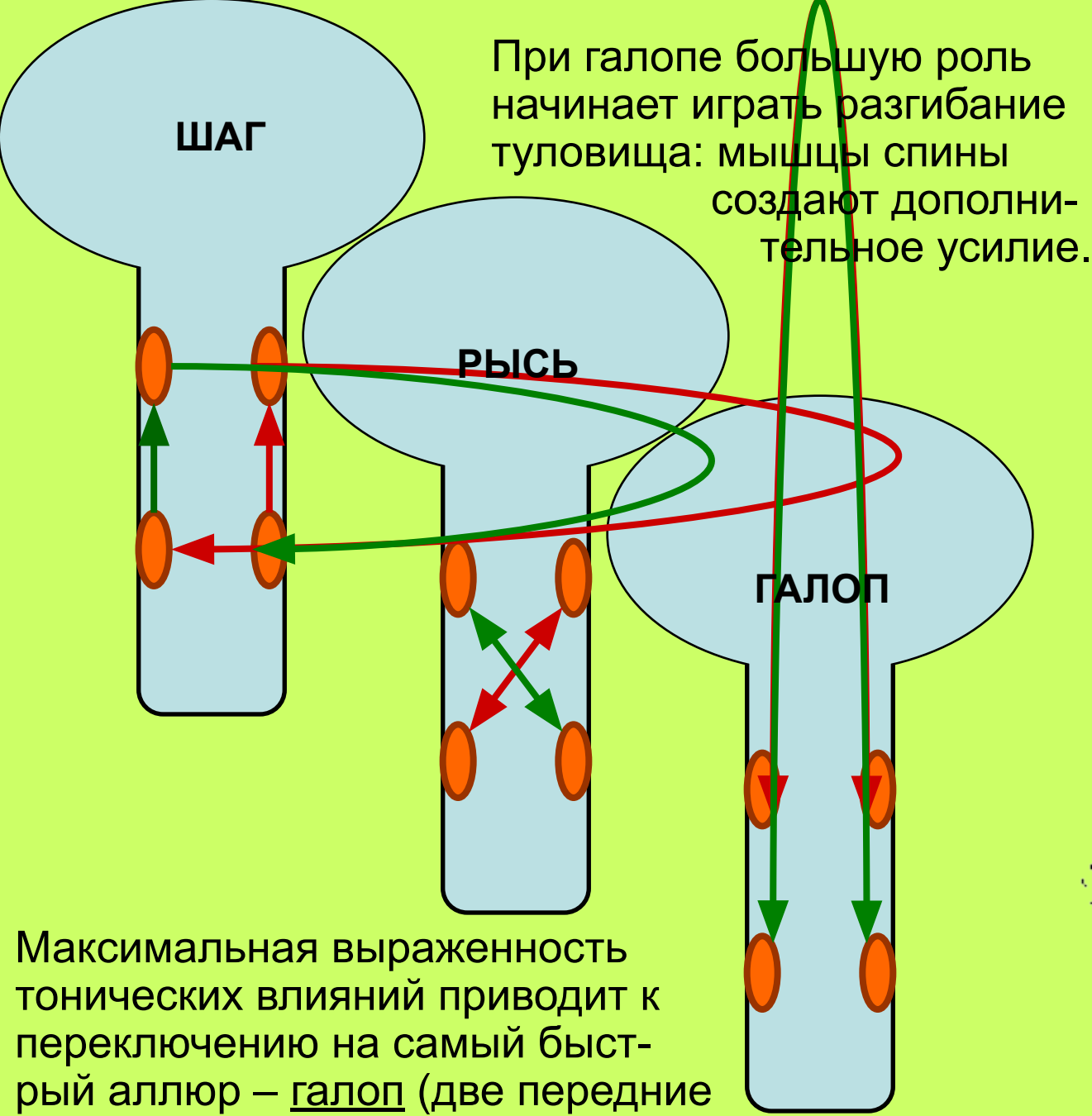


У млекопитающих 4 ноги, и при самом медленном аллюре (шаге) возбуждение передается с центра на центр конечности «по восьмерке», начиная обычно с задней лапы. Запуск локомоции – за счет тонических влияний головного мозга.

Фактически «восьмерки» представляют цепи интернейронов головного мозга, которые включаются при определенном уровне тонических влияний.

При усилении этих влияний происходит переключение на другие цепи интернейронов, «восьмерку» замещает иная траектория, и шаг сменяется рысью или иноходью (одна передняя + одна задняя).

Максимальная выраженность тонических влияний приводит к переключению на самый быстрый аллюр – галоп (две передние или две задние).



Максимальная выраженность тонических влияний приводит к переключению на самый быстрый аллюр – галоп (две передние или две задние).

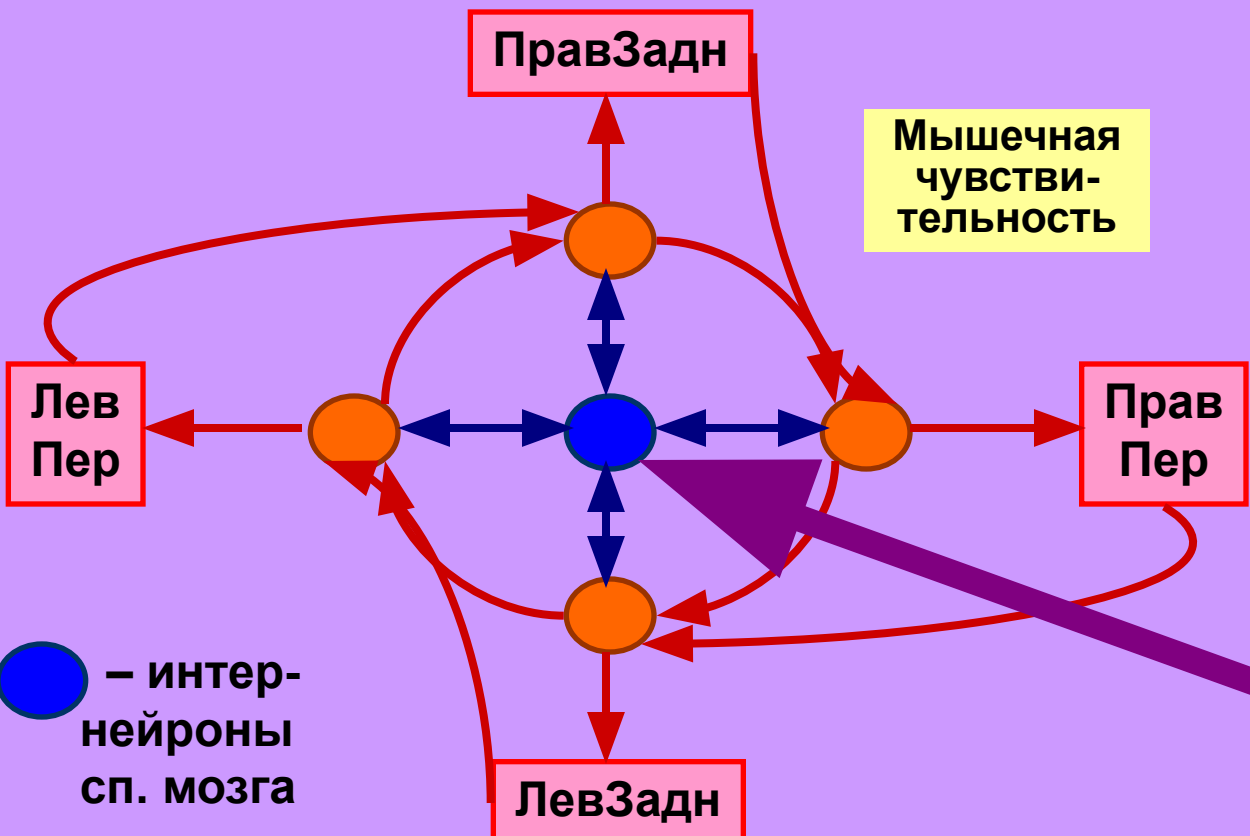
Все три варианта циркуляции возбуждения при локомоции (шаг, рысь/иноходь и галоп) врожденно заданы, в связи с чем у нас, например, при шаге наблюдаются содружественные движения рук, не синхронные с движениями ног; при беге (рысь) движения рук и ног человека становятся синхронными.

Важную роль в процессах циркуляции локомоторного возбуждения по спинному мозгу играют сигналы от системы мышечной чувствительности (рецепторов растяжения мышц).



Центры тонического контроля локомоции (субталамус, голубое пятно)

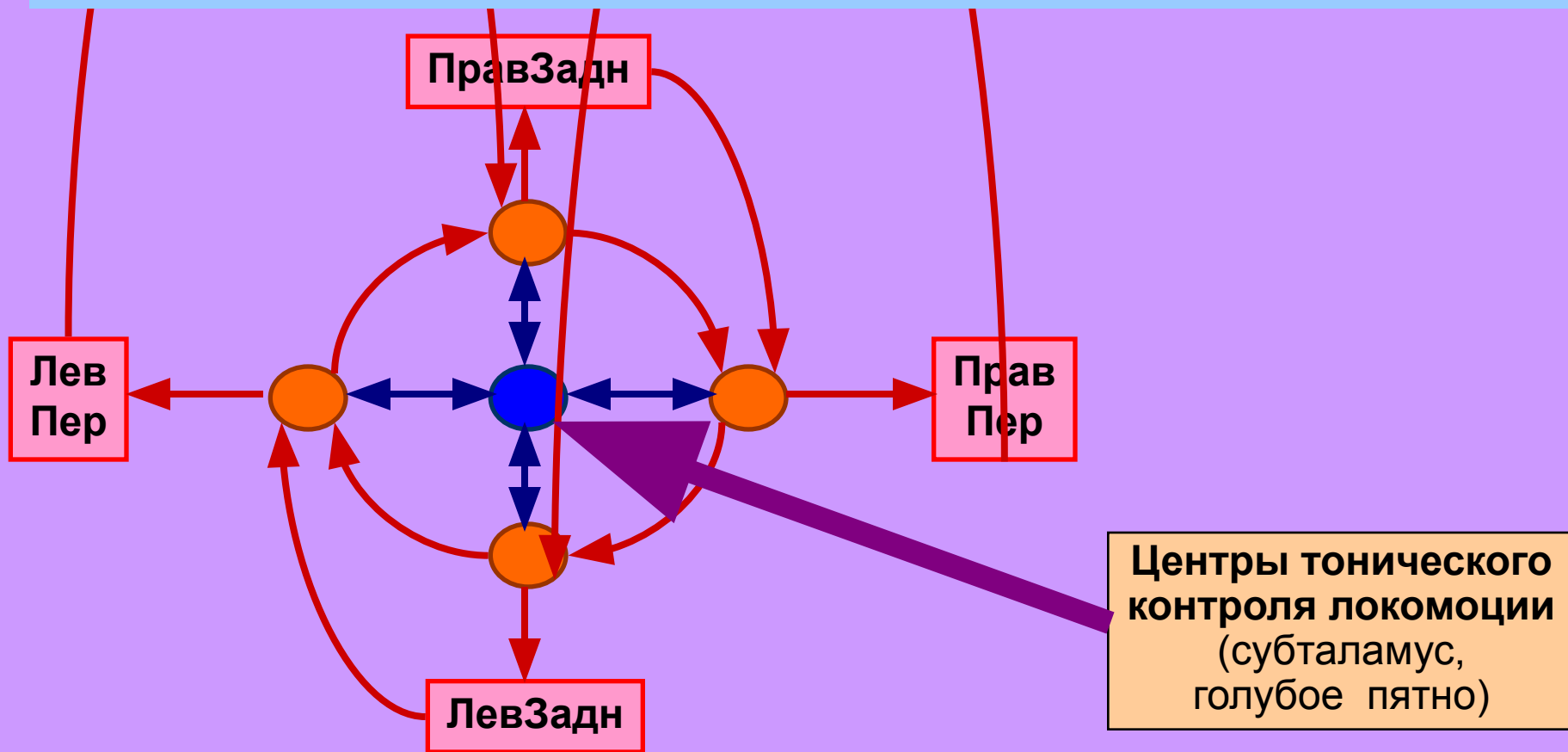
Мышечная чувствительность



● – интернейроны сп. мозга

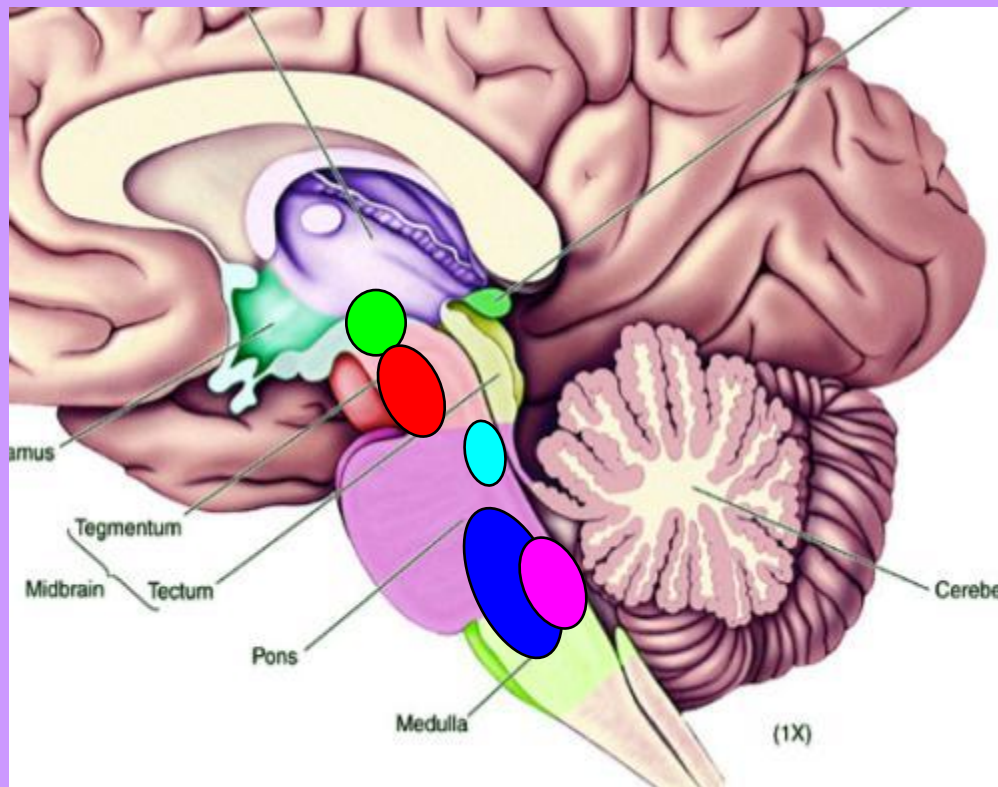
Субталамус: задняя часть промежуточного мозга на границе со средним мозгом; в него частично заходят красное ядро и черная субстанция. Медиатор нейронов – Glu. Передает сигналы к центрам локомоции через ретикуло-спинальный тракт. Управляют субталамусом кора больших полушарий (произвольн. контроль), а также центры различных потребностей (пищевой, в безопасности и т.д. – то есть, прежде всего, гипоталамус и миндалина).

Голубое пятно: увеличение подвижности на фоне стресса и симпатич. активации; аксоны NE-нейронов идут прямо в спинной мозг.

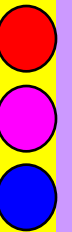


Субталамус: задняя часть промежуточного мозга на границе со средним мозгом; в него частично заходят красное ядро и черная субстанция. Медиатор нейронов – Glu. Передает сигналы к центрам локомоции через ретикуло-спинальный тракт. Управляют субталамусом кора больших полушарий (произвольн. контроль), а также центры различных потребностей (пищевой, в безопасности и т.д. – то есть, прежде всего, гипоталамус и миндалина).

Голубое пятно: увеличение подвижности на фоне стресса и симпатич. активации; аксоны NE-нейронов идут прямо в спинной мозг.



Кроме этого, существует фазический (быстрый) контроль локомоции со стороны головного мозга. Его осуществляет мозжечок (старая часть), получающий информацию от мышечных рецепторов (по спинно-мозжечковым трактам). Далее в зависимости от специфики корректирующих команд мозжечок передает сигнал в: (1) красное ядро (2) вестибулярные ядра (3) ретикулярные ядра продолговат. мозга и моста.



От этих ядер начинаются, соответственно:

рубро-спинальный тракт (усиление сгибания конечностей)



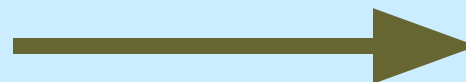
вестибуло-спинальный тракт (усиление разгибания)



ретикуло-спинальный тракт (коррекция движений туловища).



Информация от мышечных рецепторов:



Управляющие команды мозжечка:



Эти тракты –
составные части
экстрапира-
мидной системы.

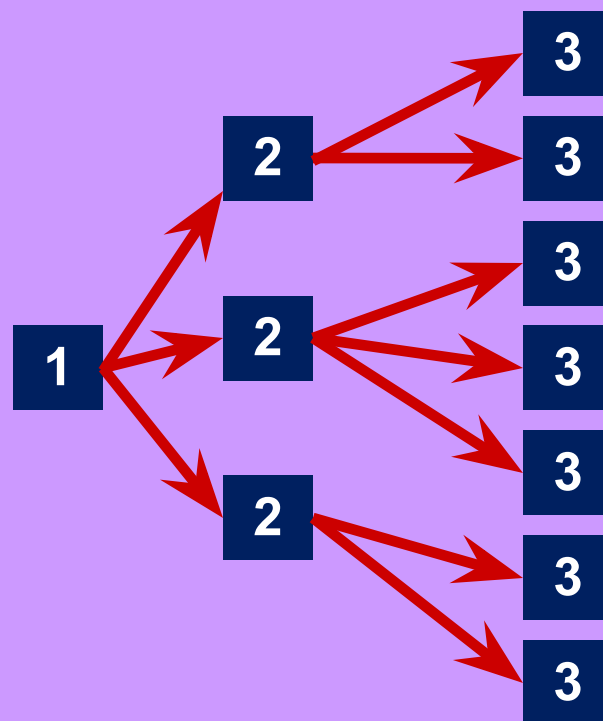
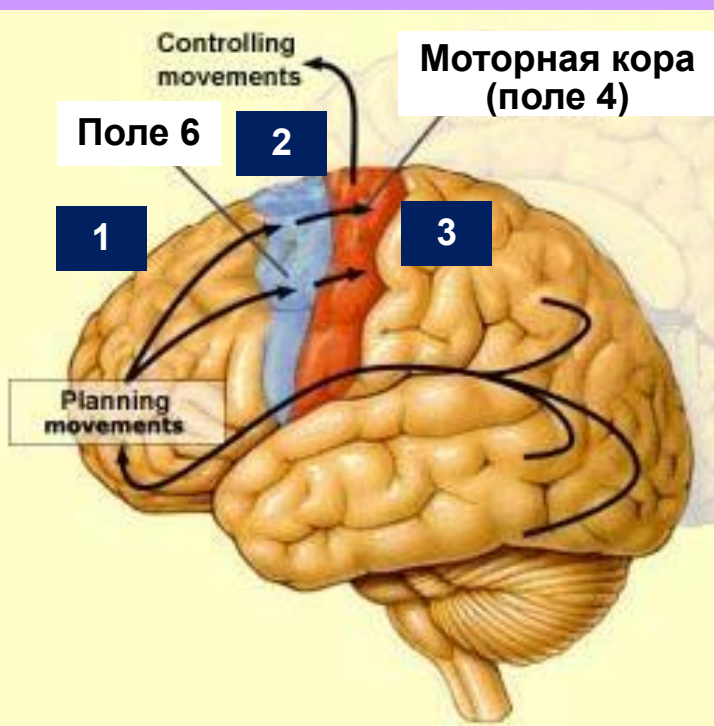
Кроме этого, существует фазический (быстрый) контроль локомоции со стороны головного мозга. Его осуществляет мозжечок (старая часть), получающий информацию от мышечных рецепторов (по спинно-мозжечковым трактам). Далее в зависимости от специфики корректирующих команд мозжечок передает сигнал в: (1) красное ядро (2) вестибулярные ядра (3) ретикулярные ядра продолговат. мозга и моста.



Произвольные движения: новые движения в новых условиях; управляет кора больших полушарий, используя сенсорный (зрительный, тактильный и др.) контроль.

Три этапа:

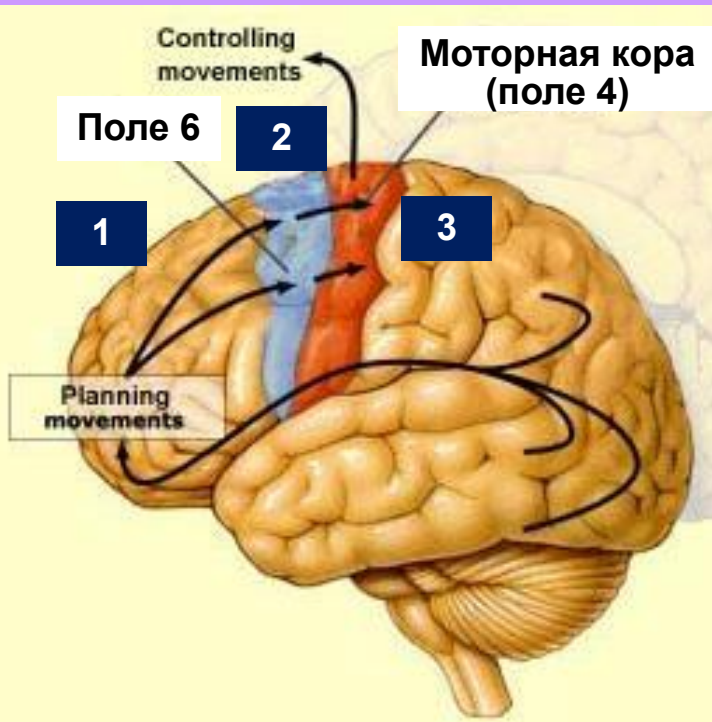
- (1) выбор программы – ассоциативная лобная кора;
- (2) «разбиение» программы на совокупность входящих в ее состав движений – премоторная кора (поле 6 по Бродману);
- (3) запуск сокращений конкретных мышц – моторная кора (поле 4).



- (1) «взять предмет»
- (2) [шагнуть + вытянуть руку + распрямить пальцы] → сжать пальцы → согнуть руку
- (3) запуск сокращений сгибателей и разгибателей ног, рук и т.д.

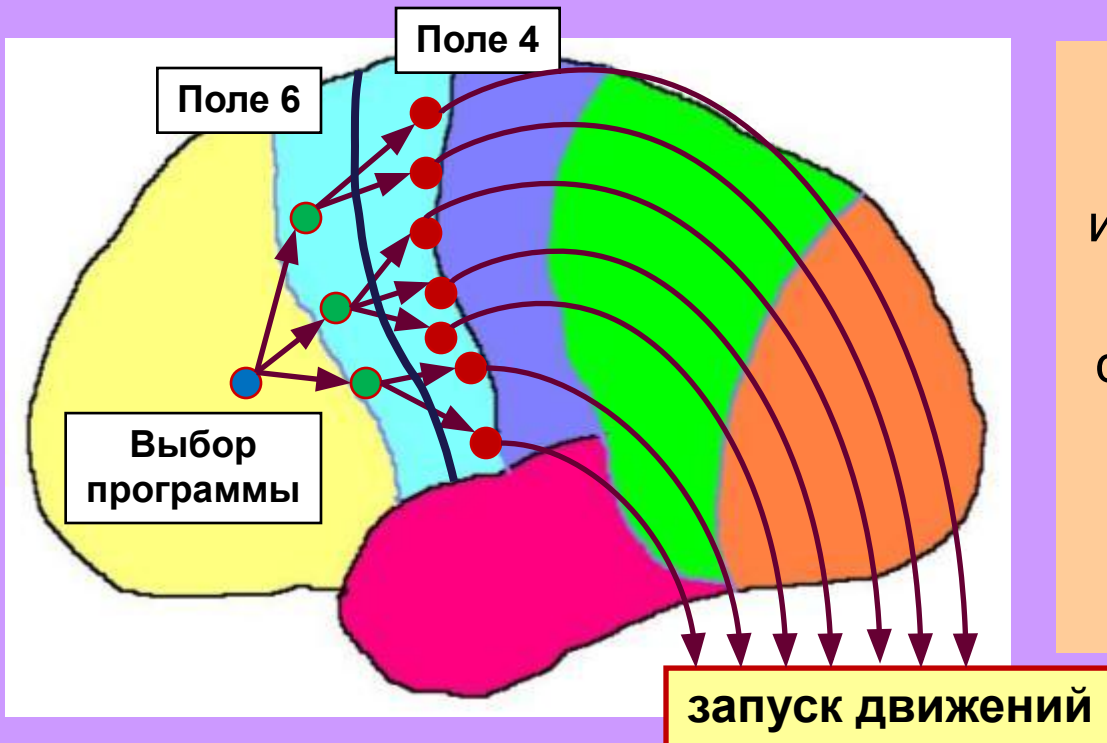
Три этапа:

- (1) выбор программы – ассоциативная л
- (2) «разбиение» программы на совокупн
- движений – премоторная кора (поле
- (3) запуск сокращений конкретных мыш



- (1) «взять предмет»
- (2) [шагнуть + вытянуть руку + распрямить пальцы] → сжать пальцы → согнуть руку
- (3) запуск сокращений сгибателей и разгибателей ног, рук и т.д.

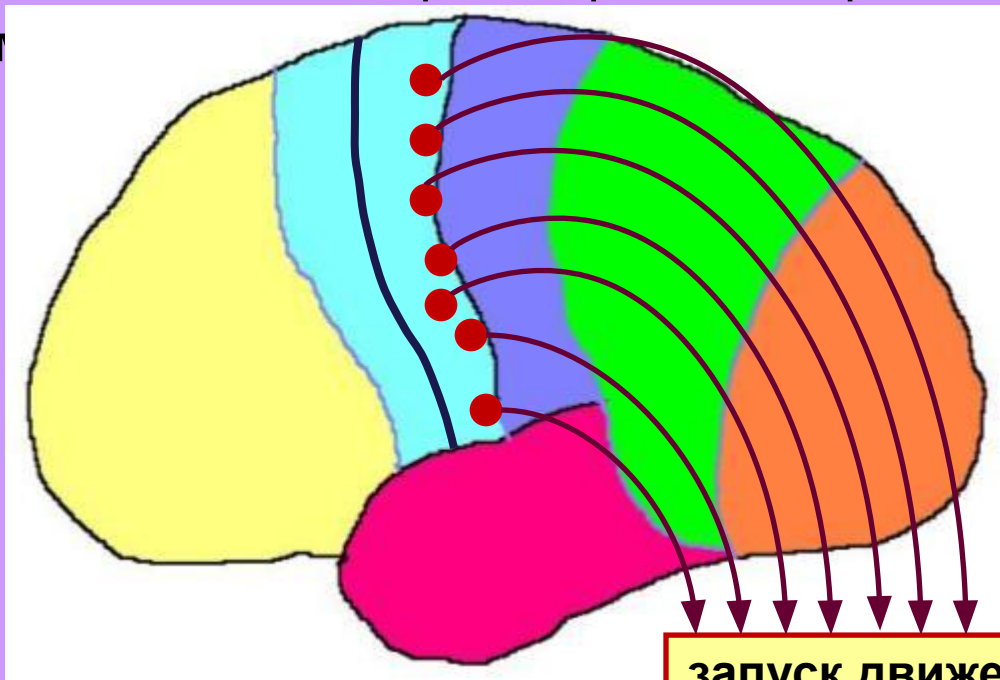
Двигательная программа «разворачивается» внутри лобной доли, захватывая все большее число нейронов. Связи между ними, как правило, – результат предыдущего обучения (формирования ассоциаций). Такие связи начинают возникать в первые дни и недели после рождения и продолжают образовываться в течение всей жизни.



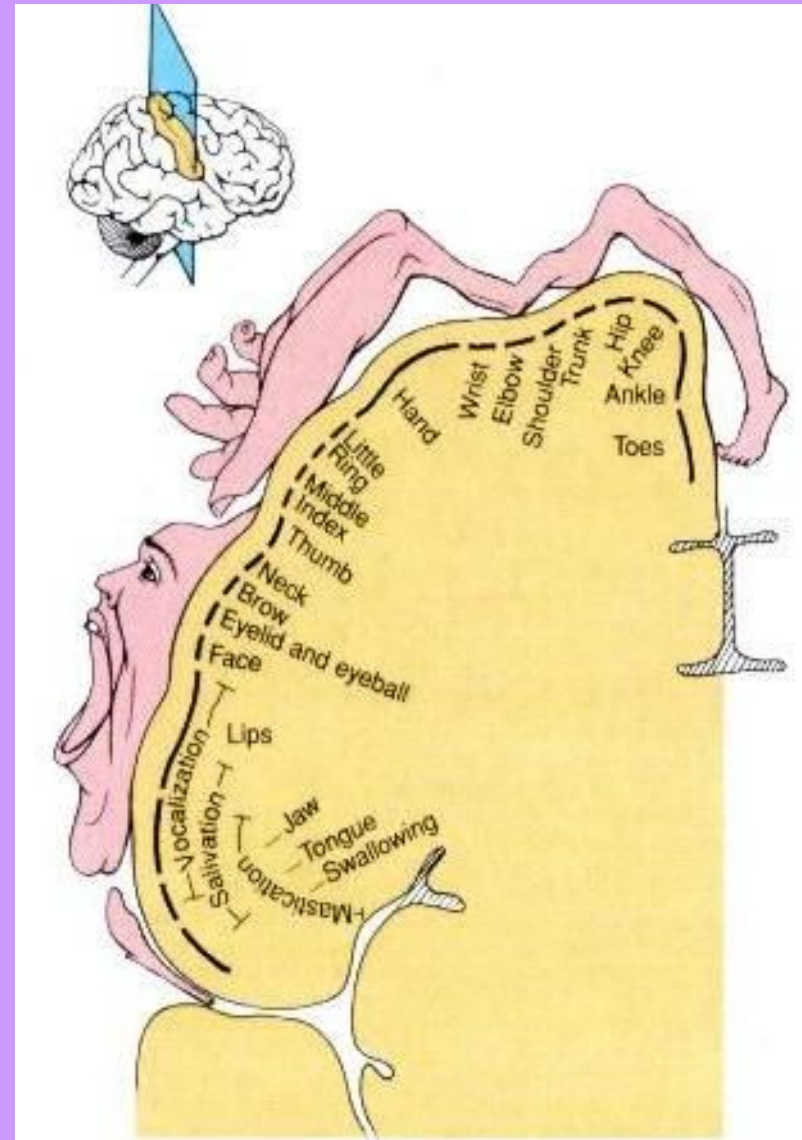
Важнейшую роль в ходе двигательного обучения играют центры подкрепления и различные сенсорные сигналы (например, если мы хотим взять предмет, то разгибание руки идет под зрительным контролем, а сжимание пальцев – под контролем осязания).

В моторной коре (поле 4) – «карта» мышц тела: каждая группа мышечн. клеток управляется своим нейроном коры, и взаимное расположение таких нейронов соответствует расположению частей тела.

В моторной коре начинаются кортико-спинальный (пирамидный) тракт, пути к двигательным ядрам черепных нервов,



запуск движений



Моторная кора правого полушария

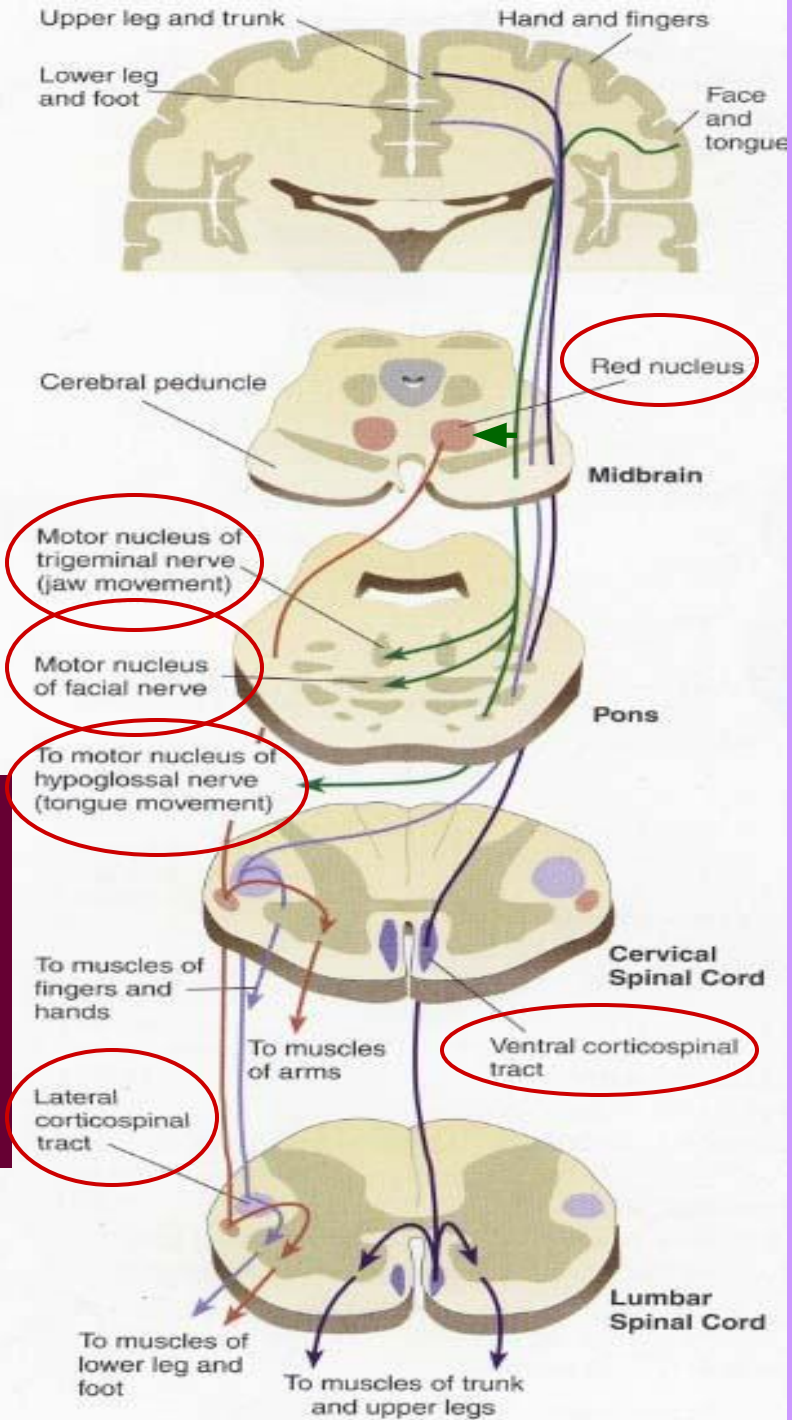
ожимание пальцев под контролем осязания).

В моторной коре (поле 4) – «карта» мышц тела: каждая группа мышечн. клеток управляется своим нейроном коры, и взаимное расположение таких нейронов соответствует расположению частей тела.

В моторной коре начинаются кортико-спинальный (пирамидный) тракт, пути к двигательным ядрам черепных нервов. мозжечку, б



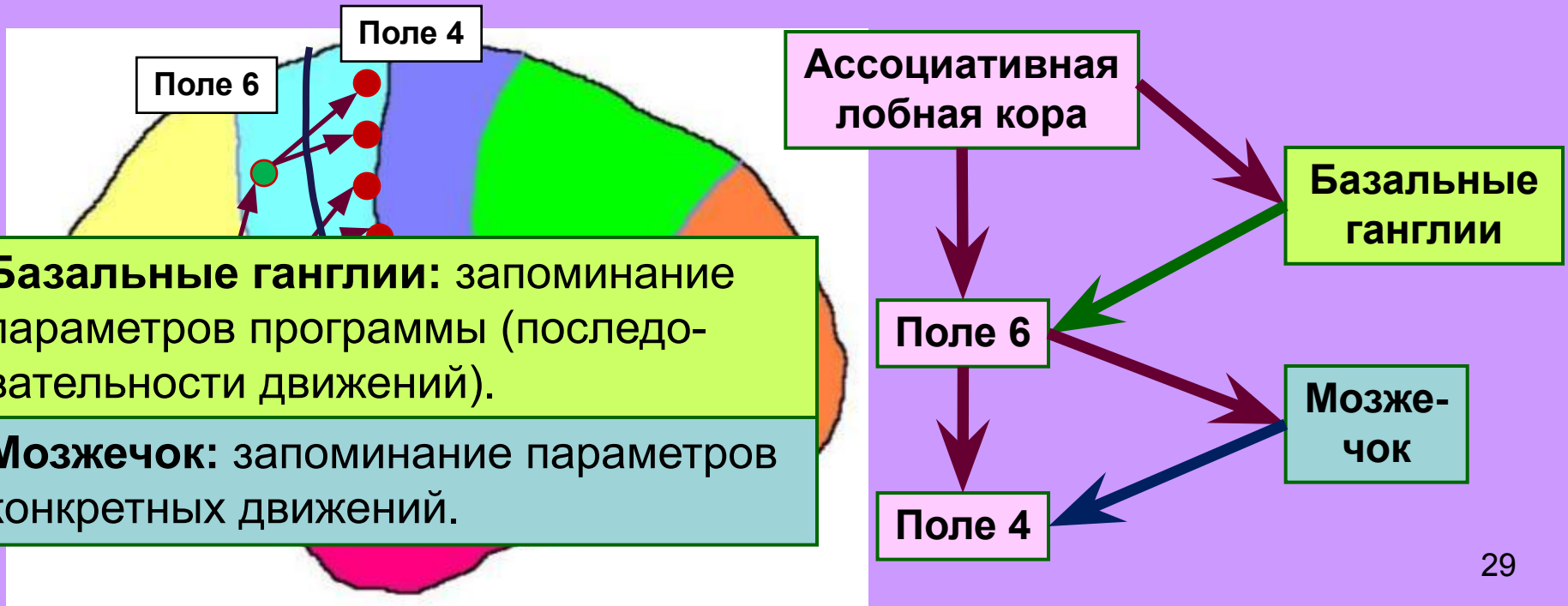
*Перекрест
100% только
в случае
латеральной
части пира-
мидного
тракта*



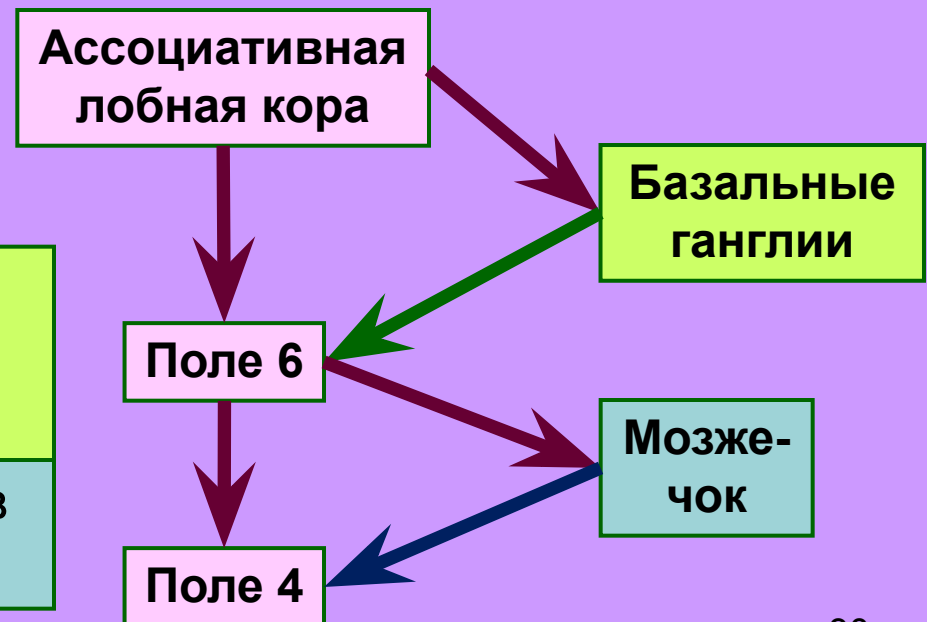
За счет произвольного контроля мы можем реализовать (заучивать) совершенно новые движения; это огромный плюс.

Но существует и минус: произвольное управление движениями «тормозит» другие высшие функции коры (точнее, конкурирует с ними): в первый раз сев на велосипед, мы вряд ли будем думать о смысле

Такое торможение снижает способность оперативно реагировать на изменения условий среды, и в ходе эволюции появился еще один тип движений – автоматизированные: при многократных повторах произвольного движения происходит запоминание его параметров.

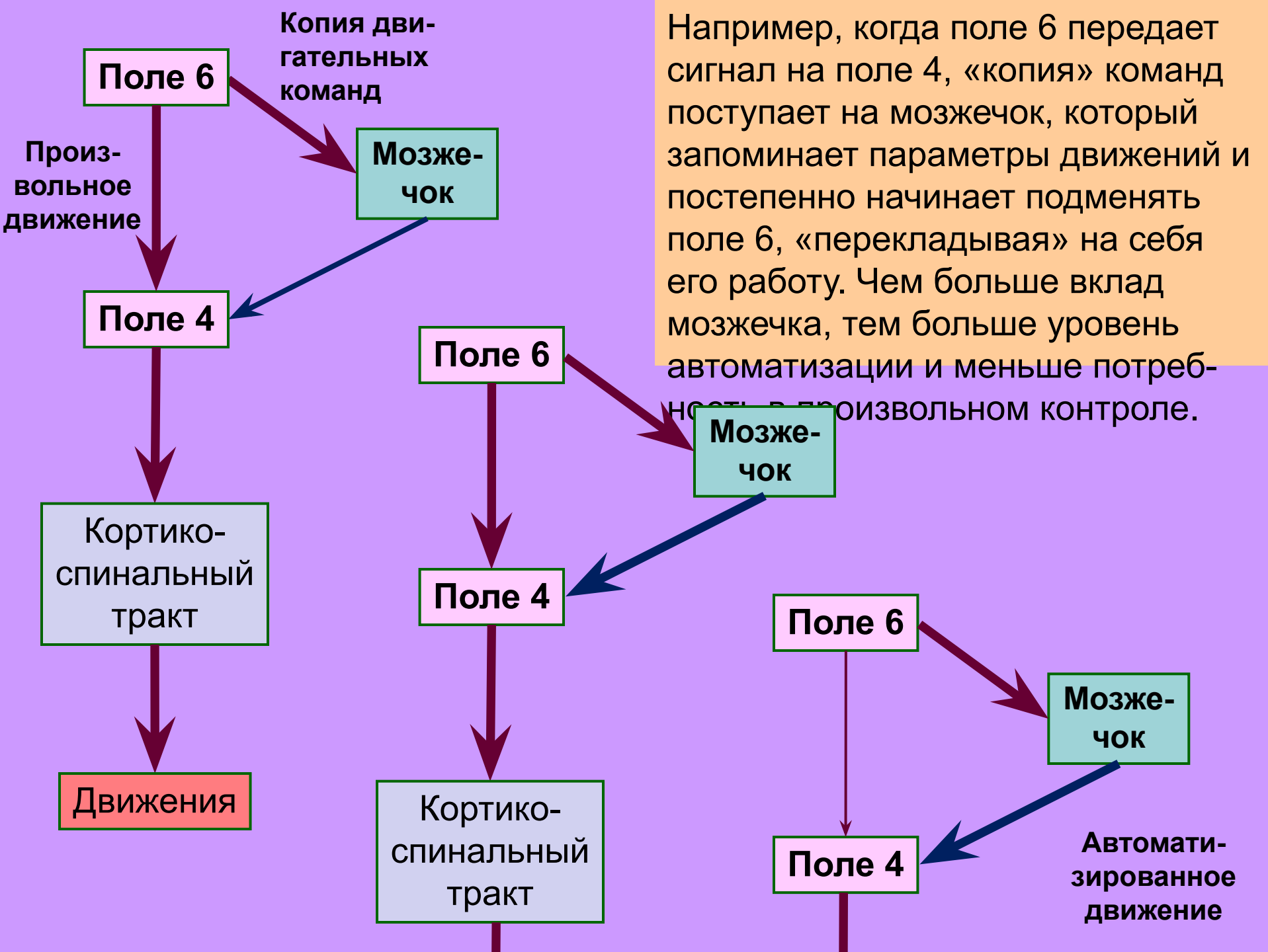


Например, когда поле 6 передает сигнал на поле 4, «копия» команд поступает на мозжечок, который запоминает параметры движений и постепенно начинает подменять поле 6, «перекладывая» на себя его работу. Чем больше вклад мозжечка, тем больше уровень автоматизации и меньше потребность в произвольном контроле.



Базальные ганглии: запоминание параметров программы (последовательности движений).

Мозжечок: запоминание параметров конкретных движений.

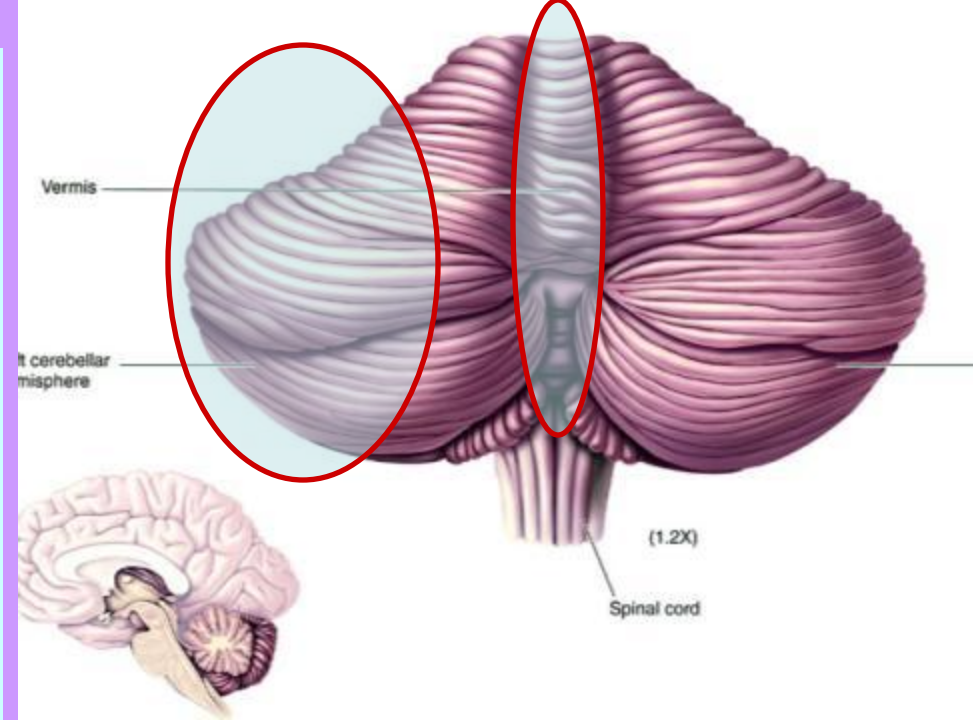


МОЗЖЕЧОК.

новая часть [кора наружной зоны полушарий + зубчатые ядра] – автоматизация произвольных движений, запускаемых корой больших полушарий, в том числе тонких движений пальцев (письмо, игра на муз. инструментах), рече-двигательных реакций и др.;

древняя часть [кора червя + ядра шатра] – автоматизация рефлекторных движений, обеспечивающ. поддержание равновесия (с учетом вестибулярной чувствит-ти) + движения глаз;

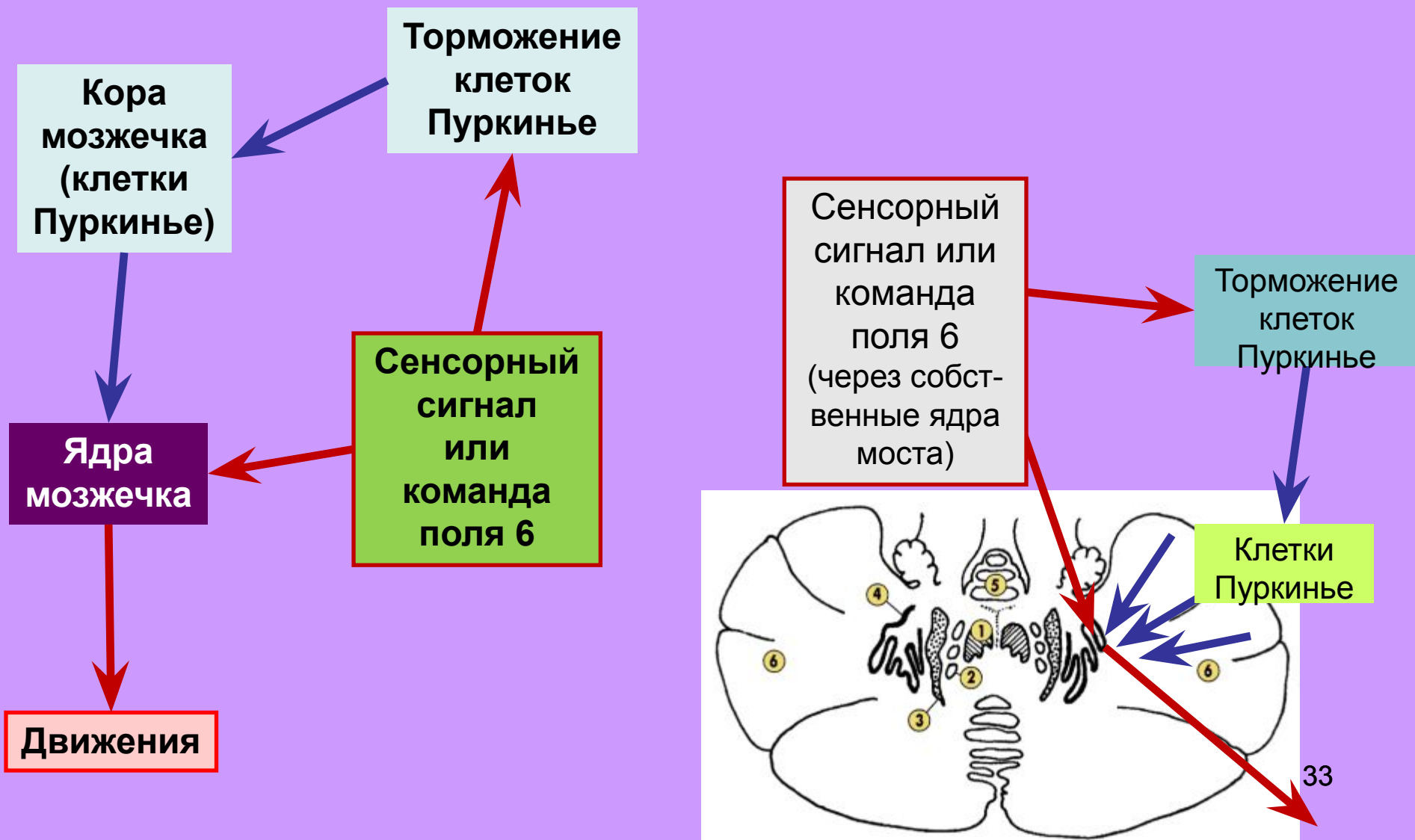
старая часть [кора внутренней зоны полушарий + промежуточные ядра] – автоматизация движений



1 – ядра шатра; 2+3 – промежуточн. ядра; 4 – зубчатые ядра; 5 – червь; 6 – полушария мозжечка.



Основной принцип работы мозжечка (и базальных ганглиев) – «**торможение торможения**» – уже упоминался, когда речь шла о среднем мозге и глазодвигательных реакциях.

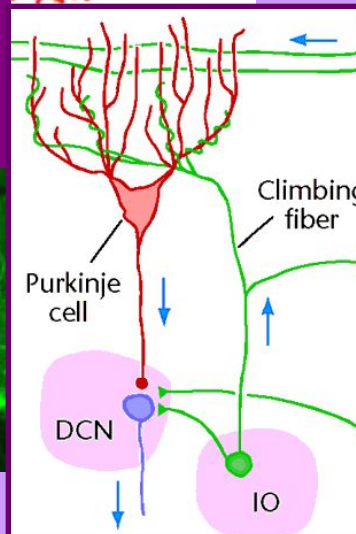


Клетки Пуркинье – очень крупные ГАМК-нейроны с высокой фоновой активностью (за счет сенсорных входов); их аксоны обеспечивают постоянное торможение ядер м-ка («тормозная завеса»).

Торможение клеток Пуркинье может осуществляться разными способами; один из них – сигналы лазающих волокон нижней оливы (climbing fibers).

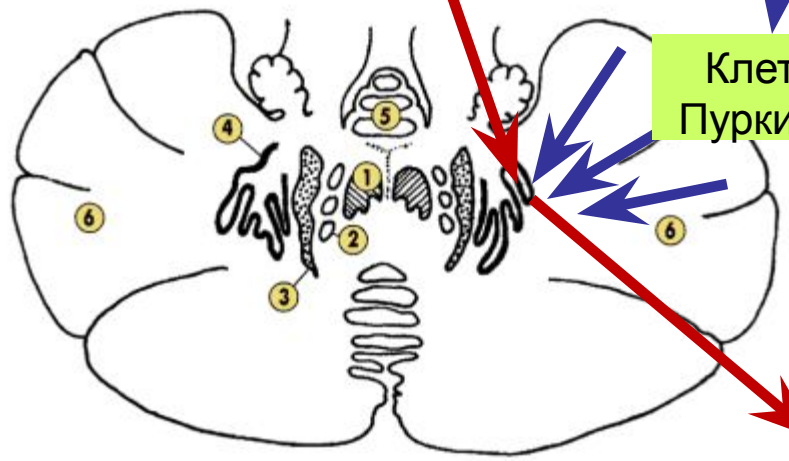


Лазающие волокна оплетают нижнюю часть дендритов клеток Пуркинье



Сенсорный сигнал или команда поля 6 (через собственные ядра моста)

Торможение клеток Пуркинье



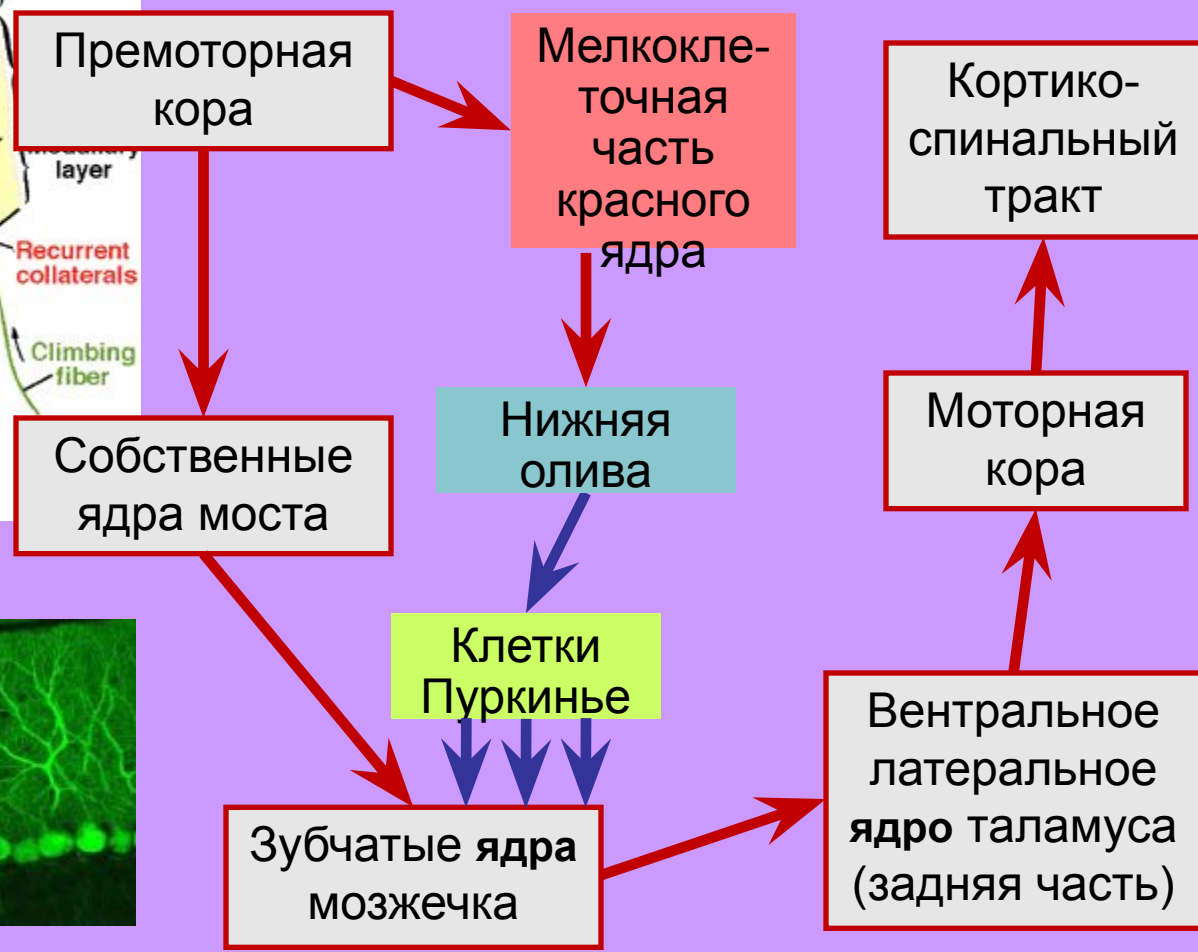
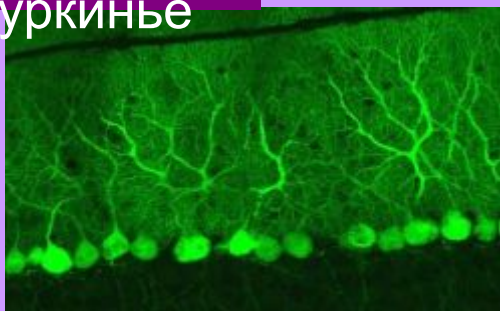
Клетки Пуркинье

Клетки Пуркинье – очень крупные ГАМК-нейроны с высокой фоновой активностью (за счет сенсорных входов); их аксоны обеспечивают постоянное торможение ядер м-ка («тормозная завеса»).

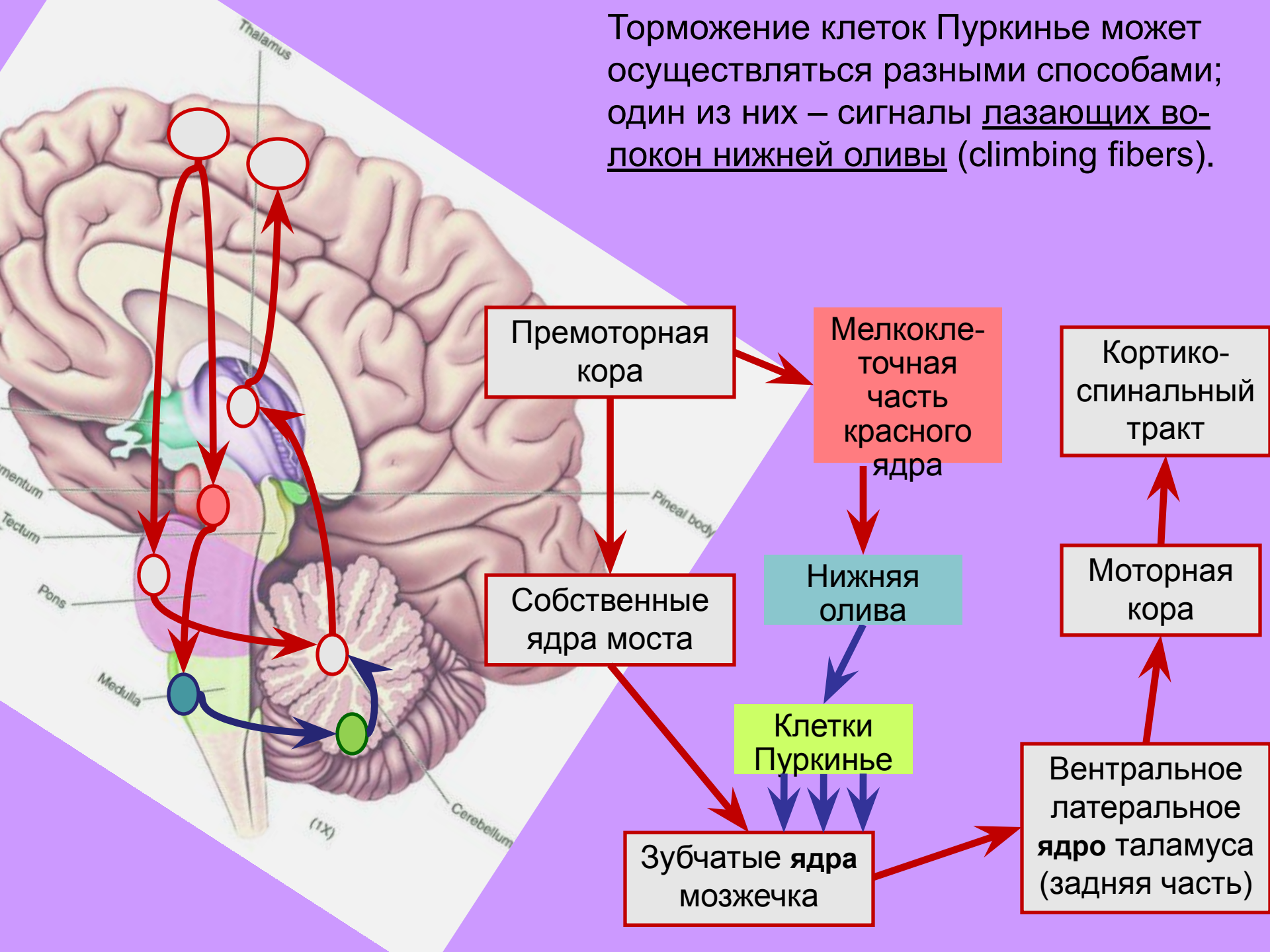
Торможение клеток Пуркинье может осуществляться разными способами; один из них – сигналы лазающих волокон нижней оливы (climbing fibers).

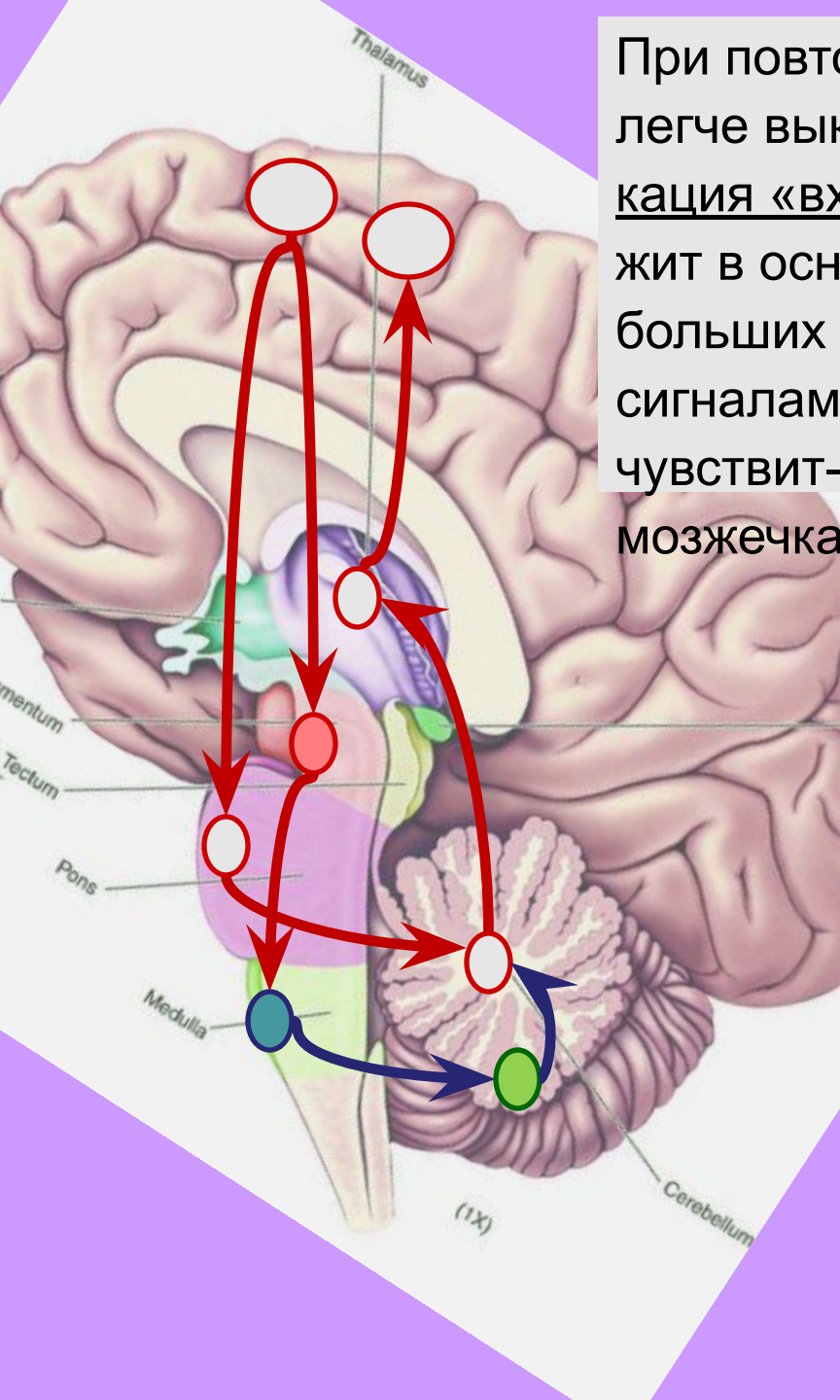


Лазающие волокна оплетают нижнюю часть дендритов клеток Пуркинье



Торможение клеток Пуркинью может осуществляться разными способами; один из них – сигналы лазающих волокон нижней оливы (climbing fibers).

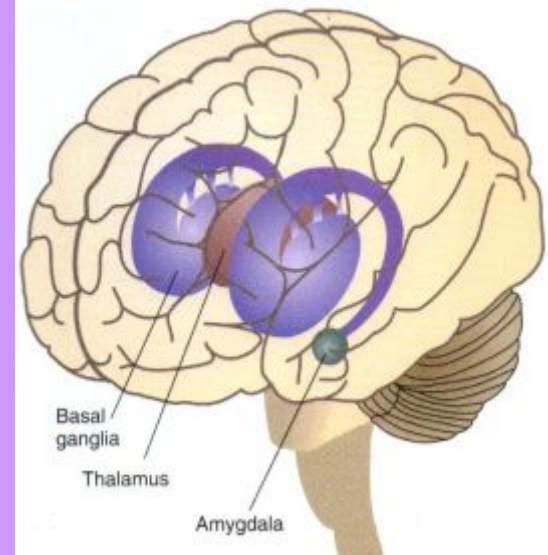




При повторном торможении клетка Пуркинье все легче выключает «тормозную завесу» (модификация «входных» синапсов). Этот процесс и лежит в основе автоматизации движений: коре больших полушарий (а также вестибулярным сигналам и сигналам системы мышечной чувствительности – в случае древней и старой частей мозжечка).

Повреждения мозжечка разрушают «тормозную завесу», движения теряют точность, становятся избыточно сильными: качающаяся и топающая походка, излишнее сгибание руки при пальце-носовой пробе, дрожание (тремор), который усиливается при выполнении движений, требующих особой точности.





БАЗАЛЬНЫЕ ГАНГЛИИ (двигательная часть):

хвостатое ядро ■ + скорлупа (Putamen) ■ = полосатое тело;

бледный шар (Globus pallidus) ■ – между скорлупой и таламусом.

Таламус ■

Ассоциативная лобная кора: запуск двигательной программы

Полосатое тело

Черная субстанция (компактная DA-часть); при дегенерации – паркинсонизм

Субталамические ядра

Полосатое тело – самая «молчаливая» область ЦНС.

Бледный шар

ПД нейронов полосатого тела = запуск двигательной программы.

Вентральное латеральное ядро таламуса (передняя часть)

Премоторная кора: реализация двигательной программы

В этой системе передняя часть вентрального латерального ядра таламуса является аналогом зубчатого ядра мозжечка, а нейроны бледного шара – аналогами клеток Пуркинье: формируют «тормозную завесу», крупные ГАМК-нейроны с высокой фоновой активностью (активация субталамических)

Полосатое тело является аналогом нижней оливы, и именно здесь происходит модификация синапсов (двигательное обучение). Тонус полосатого тела задается DA-частью черной субстанции.



Помимо «классического» паркинсонизма, возникающего в результате дегенерации черной субстанции, акинезия, ригидность и тремор наблюдаются также при повреждениях базальных ганглиев (инсульты, ишемия и т.п.; L-дофа в этом случае не помогает).

Возможно также развитие гиперкинезов – «насильственных» патологических движений; подразделяются на атетозы (медленные «выкручивания» туловища, конечностей) и хорей (быстрые высокоамплитудные «рывки»).

Хорея Гентингтона – наследуется, доминантн. аллель, 4-я хр.

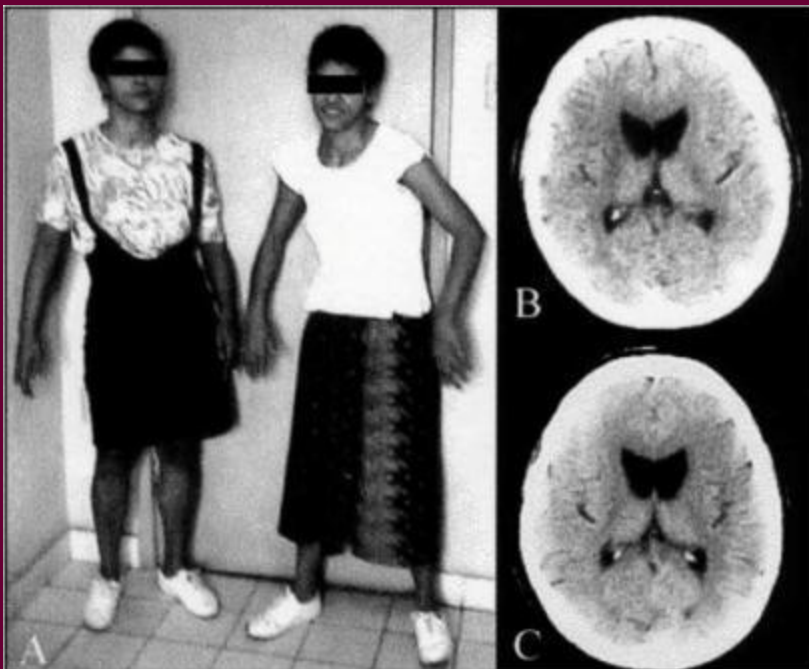
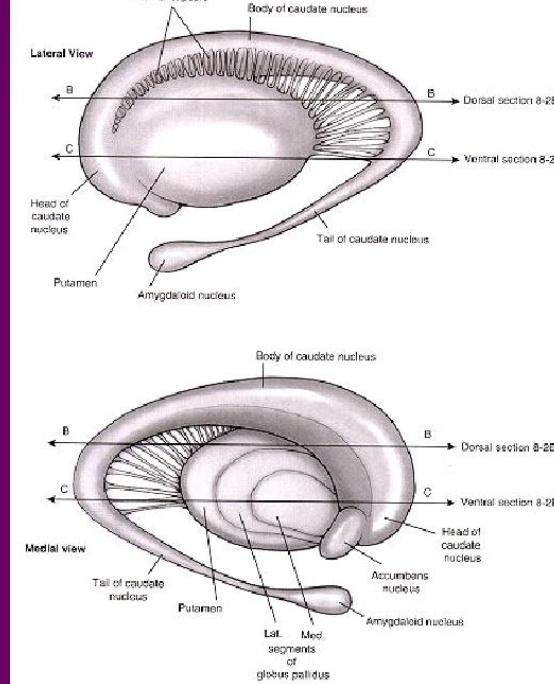
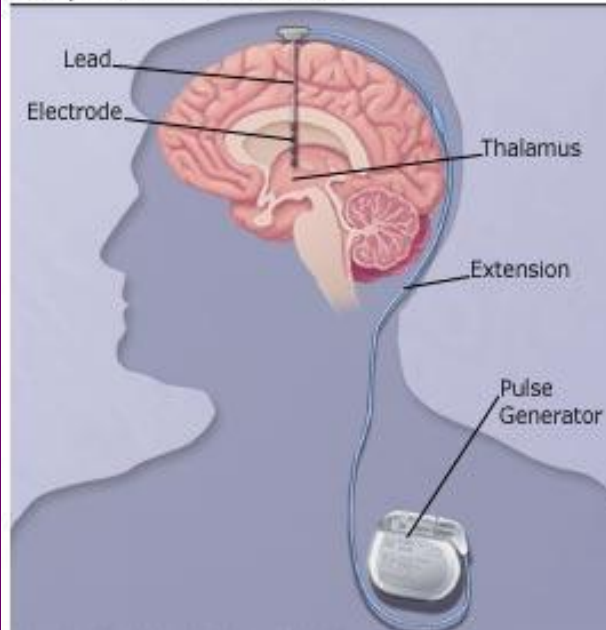


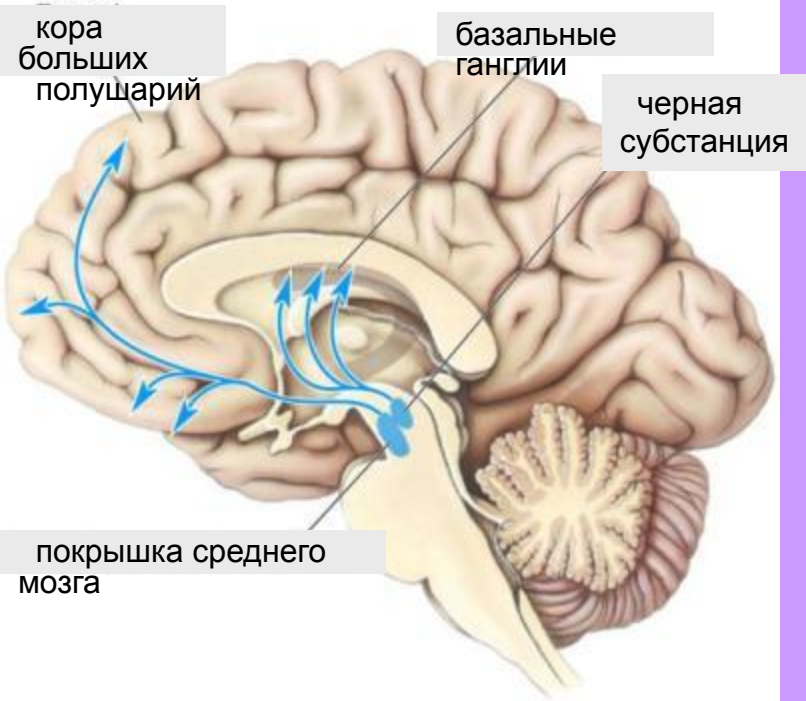
Fig 1. Phenotypically identical twins (A) and skull computed tomography showing head of caudate nucleus atrophy (B and C).



Deep Brain Stimulation



В особо тяжелых случаях возможна таламотомия (разрушение вентрального латерального ядра таламуса для «прерывания» патологических команд). В последнее время развивается и другой подход — вживление постоянных электродов с целью стимуляции, блокирующей «плохие» двигательные команды базальных ганглиев.



Черная субстанция: положительные эмоции, связанные с движениями.



Лекция 13. Двигательные рефлексы спинного мозга. Локомоция: центры конечностей, тонические и фазические управляющие влияния. Произвольные движения: премоторная и моторная кора. Автоматизация движений: мозжечок и базальные ганглии.

1. Двигательный «арсенал» человека включает 4 основных типа движений. Дайте им краткую характеристику.
2. Нарисуйте дугу сгибательного рефлекса и дугу миотатического рефлекса.
3. Почему в случае полисинаптических рефлексов обычно возможен произвольный контроль, а в случае моносинаптических – невозможен?
4. Сравните свойства коленного рефлекса и рефлекса сгибания.
5. Приведите несколько примеров других врожденных двигательных рефлексов человека.
6. Как работает генератор локомоторного ритма, основанный на деятельности нейронов-пейсмекеров?
7. Приведите примеры функционирования такого генератора у человека и животных.
8. Как работает генератор локомоторного ритма, основанный на деятельности полуцентров конечностей?
9. Поясните роль реципрокного торможения и самоторможения в таком генераторе.
10. Какова траектория распространения возбуждения по спинному мозгу при шаге?
11. Какова траектория распространения возбуждения при рыси и галопе? Почему галоп является наиболее быстрым аллюром?
12. Какой вклад вносят интернейроны спинного мозга в переключение аллюров?
13. Какова роль мышечной чувствительности в обеспечении ритмического возбуждения центров конечностей при локомоции?
14. В чем состоит суть процессов тонического и фазического контроля локомоции?
15. Назовите два основных центра тонического контроля локомоции, расположенные в головном мозге. Чем различаются их функции?
16. Какой нервный центр является главной областью фазического контроля локомоции? Обоснуйте ваш ответ.
17. Какова функция экстрапирамидных структур в рамках системы фазического контроля локомоции?
18. Запуск и реализация произвольного движения включает 3 этапа. Дайте им краткую характеристику.
19. Какова функция ассоциативной лобной коры в рамках системы управления произвольными движениями?
20. Каковы функции премоторной коры, как структуры, участвующей в реализации произвольных движений?
21. Как выглядит «карта мышц тела», локализованная в моторной коре?
22. Где конкретно расположены на этой «карте» зоны ноги, руки, головы, языка?
23. Почему для реализации произвольных движений необходима информация от сенсорных систем? Приведите примеры.
24. Какие тракты начинаются в премоторной и моторной коре? Куда они идут?
25. Правое полушарие управляет левой половиной мышц, а левое полушарие – правой половиной. Всегда ли это верно?
26. Почему «превращение» произвольных движений в автоматизированные - важнейший шаг на пути совершенствования функций мозга?
27. Сопоставьте вклад базальных ганглиев и мозжечка в процесс двигательного обучения.
28. По мере автоматизации движений мозжечок начинает «переключать на себя функции коры больших полушарий». Поясните эту фразу.
29. Какие структуры входят в состав древней, старой и новой частей мозжечка?
30. Сравните функции древней, старой и новой частей мозжечка.
31. Каковы последствия повреждений различных частей мозжечка?
32. Почему «торможение торможения» является важнейшим принципом деятельности моторных систем мозга?
33. Опишите свойства клеток Пуркинье, их связи и значение для процесса автоматизации движений.
34. Какой вклад вносят ядра мозжечка в реализацию автоматизированных движений?
35. Какова роль мелкоклеточной части красного ядра и нижней оливы в процессах обучения? Что такое «лазающие волокна»?
36. Каковы функции и связи передней и задней частей вентрального латерального ядра таламуса?
37. Какая из структур базальных ганглиев аналогична по своим функциям клеткам Пуркинье? Где она находится?
38. Каковы связи и функции полосатого тела? Какие структуры входят в его состав?
39. Каковы связи полосатого тела и бледного шара с черной субстанцией, субталамусом, таламусом?
40. Каковы последствия повреждения и/или дегенерации двигательной части базальных ганглиев?

