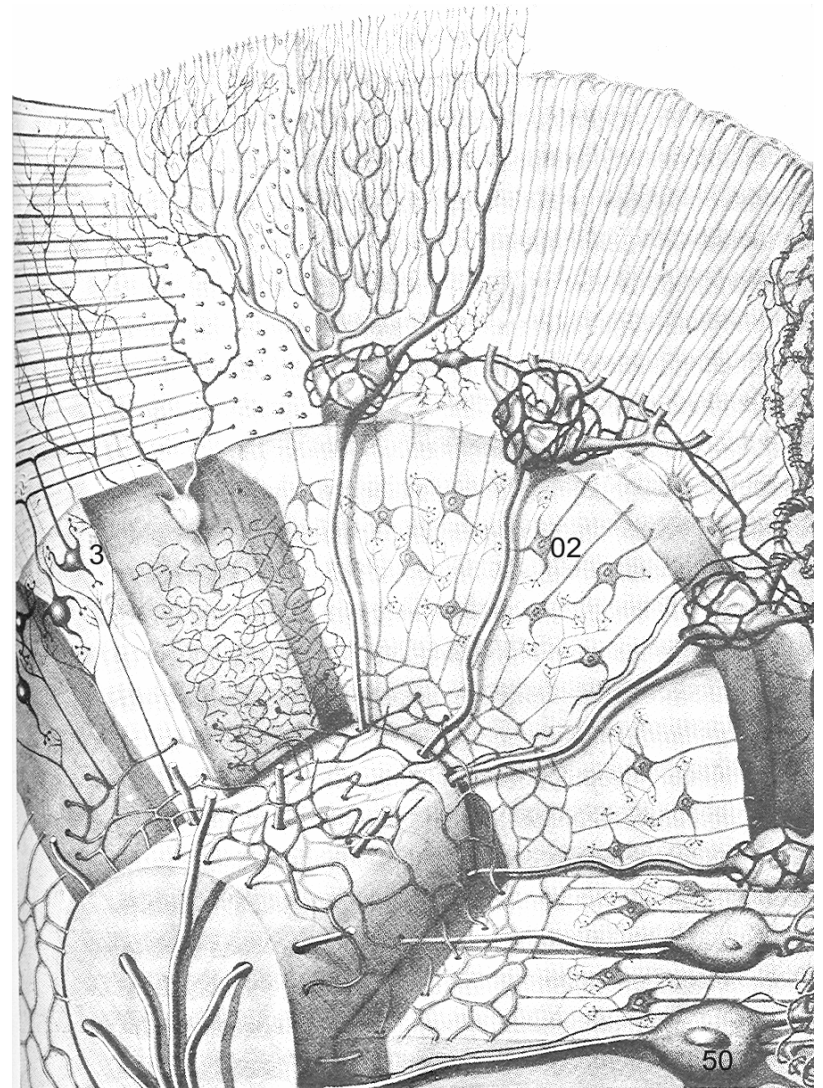


Гиниатуллин А.Р. и Петров А.М.

ФИЗИОЛОГИЯ МОЗЖЕЧКА



КАЗАНЬ, 2011

ГОУ ВПО «Казанский государственный медицинский университет
Министерства здравоохранения и социального развития РФ»
Кафедра нормальной физиологии

ФИЗИОЛОГИЯ МОЗЖЕЧКА

Учебно-методическое пособие для студентов

Казань, 2011

УДК 612.827
ББК 28.707.3

Печатается по решению Центрального координационно-методического совета Казанского государственного медицинского университета

Составители:

старший преподаватель Гиниатуллин А.Р.,
старший преподаватель Петров А.М.

Под ред. заслуженного деятеля науки РТ и РФ, чл.-корр. РАМН,
зав. кафедрой нормальной физиологии Зефинова А.Л.

Рецензенты:

заведующий кафедрой гистологии, профессор, д.м.н., Челышев Ю.А.,
профессор, д.б.н. Волков Е.М.

Физиология мозжечка: Учебно-методическое пособие для студентов /
Гиниатуллин А.Р., Петров А.М. – Казань: КГМУ, 2011. – 33 с.

Учебно-методическое пособие содержит: 1) краткое анатомическое описание строения мозжечка; 2) подробное описание структуры коры мозжечка, его афферентных и эфферентных связей с различными отделами ЦНС; 3) обсуждение особенностей функционирования сложного нейронального аппарата коры мозжечка, его ядер и их связей с двигательными центрами ствола мозга и корой больших полушарий применительно к участию мозжечка в регуляции локомоции; 4) описание симптомов мозжечковых патологий; 5) современные данные о значении мозжечка в процессах, не связанных с двигательной системой.

Пособие предназначено для самостоятельной работы студентов и более глубокого понимания материала на основе современных данных отечественной и западной учебной и научной литературы.

© Казанский государственный медицинский университет, 2011

Оглавление

Введение	4
Строение мозжечка. Кора	6
Системы афферентных входов в кору мозжечка	10
Мозжечковые ножки и проводящие пути	11
Проводящие пути мозжечкового направления для проприоцептивной информации [spinocerebellar tracts]	14
Процессы, протекающие в основных клеточных контурах коры мозжечка	17
Ядра мозжечка и их электрическая активность	21
Особенности проекций клеток Пуркинье к ядрам мозжечка	22
Функции мозжечка	24
Симптомы мозжечковых патологий	26
Значение мозжечка в процессах, не связанных с двигательной системой	29
Литература	32

Введение

В работах об анатомии человека Аристотеля и Галена, такой структуре мозга, как мозжечок, или *Парεκεφαλίδα* (в переводе с греч. «подобный мозгу»), не отводилось какой-либо значимой роли в функционировании целого организма. Первый, кто задумался о роли этого образования, был Андреас Везалий, а первое серьёзное экспериментальное изучение мозжечка было проведено Роландо в 1809 году. Повреждая или удаляя мозжечок у различных животных, он обратил внимание на нарушение произвольных движений и установил связи правых и левых половин мозжечка с правой и левой частями тела соответственно. Эти исследования были продолжены М. Флурансом, в 1830 году выдвинувшим концепцию о регуляторном влиянии мозжечка на моторную активность. В это же время Франсуа Мажанди на основании экспериментов по перерезке ножек мозжечка предположил, что мозжечок служит центром равновесия.

Новый период в изучении функций мозжечка ознаменовался работами Лучиани (1891), который в течение длительного времени наблюдал за животными после удаления мозжечка и на основании тщательного анализа их поведения описал симптоматику поражений мозжечка. Лучиани впервые создал подкрепленную исследованиями теорию о функциях мозжечка, получившую широкое признание. Его исследования показали, что основным двигательным нарушением при повреждении мозжечка является атаксия, включающая такие симптомы, как атония, астазия и астения – триада Лучиани (подробней о симптоматике мозжечковых патологий см. ниже). Согласно Лучиани, мозжечок является вспомогательным органом головного мозга, вовлечённым в процесс координации работы двигательного аппарата. Исследованиями этого учёного было показано активное участие коры больших полушарий, в частности её сенсомоторной области, в компенсации двигательных мозжечковых расстройств (функциональная компенсация), а также возможность «замещения» дефектов движения, вызванных частичным удалением мозжечка, сохранившимися его участками (органическая компенсация).

Таким образом, в XIX столетии сформировалось три основных направления в учении о мозжечке. Идея Роландо о диффузном мозжечковом влиянии на всю двигательную активность зародила гипотезу Лучиани о тоническом облегчающем влиянии мозжечка на центральные структуры, контролирующие активность скелетных мышц. Концепция М. Флуранса о связи мозжечка с координацией движений была поддержана и усовершенствована Люссаном в 1862 году и М. Левандовским в 1903 году, которые попытались найти корреляты между функцией мозжечка и мышечной чувствительностью. Гипотеза Ф. Мажанди, нашла своё дальнейшее развитие в работах Д. Феррье (1876), Стефани (1877), В.М. Бехтерева (1884) и Тома (1897). В них мозжечок рассматривается как орган равновесия, тесно связанный с вестибулярным аппаратом. Все перечисленные исследования были выполнены на животных после

удаления мозжечка целиком или какой-то его части. Большой вклад в изучение мозжечка внёс академик Л.Орбели, разработавший сложнейшую операцию по удалению мозжечка.

В конце XIX века Ч.Шеррингтоном, Левенталем и В. Горслеем почти одновременно было обнаружено, что выраженность децеребрационной ригидности может быть уменьшена раздражением мозжечка. Это наблюдение явилось началом нового этапа исследований, выявивших наличие тесных связей мозжечка со всеми системами супраспинального контроля тонуса скелетных мышц. В последующем сочетание этих двух методов экспериментального изучения привело к выводу об особой роли мозжечка в процессе двигательного управления, а клинические наблюдения, подтвердив преимущественно двигательную направленность мозжечковой симптоматики, обнаружили общность в картине поражения мозжечка у человека и животных.

Сегодня можно говорить, что мотонейроны спинного мозга и нейроны двигательных ядер черепных нервов – являются общим конечным путём к скелетным мышцам. Именно на этих мотонейронах конвергирует огромное количество сигналов, поступающих из множества источников. Данные нервные пути выполняют три взаимосвязанных функции: 1) сигнализируют о произвольной активности; 2) подготавливают позу тела к устойчивому состоянию для выполнения движения; 3) координируют действия различных мышц для осуществления плавных и точных движений. Программа произвольных движений формируется в структурах мозга, а команды поступают к мышцам по нисходящим путям. Команды для произвольного движения исходят из ассоциативной области коры. В планировании программы двигательного акта принимают участие базальные ядра и мозжечок (его полушария). Эти же структуры через таламус передают информацию премоторной и моторной областям коры, от которых сигналы по нисходящим кортикоспинальным трактам поступают к двигательным нейронам ствола мозга и спинного мозга. Выполняемые двигательные акты вносят коррективы в постоянную сенсорную афферентацию от мышц, сухожилий и суставов, которая посредством обратной связи поступает к коре больших полушарий и мозжечку. Из мозжечка информация поступает в ствол мозга, где проецируется на пути, имеющие отношение к позе и координации движений. Поза постоянно корректируется не только перед началом, но и во время движения: движение сглаживается и координируется мозжечком.

У млекопитающих мозжечок (*cerebellum*) – крупный (~10% от всего головного мозга) вырост варолиева моста, расположенный под затылочными долями полушарий большого мозга в задней черепной ямке, состоит из трёхслойной коры, покрывающей глубокие ядра мозжечка.

Выделяют два полушария и узкий непарный срединный отдел – червь. Мозжечок образует моно- и полисинаптические связи почти со всеми отделами центральной нервной системы (ЦНС), такими как кора головного мозга, базальные ганглии, промежуточный мозг, лимбическая система, ствол мозга и спинной мозг. Несмотря на это, более века неврологи и нейрофизиологи считали,

что единственной функцией этого отдела является координация движений. И действительно, многое из того, что ранее было известно о функциональном значении мозжечка, связано с наблюдениями неврологов-клиницистов. Симптоматика мозжечковых патологий характеризуется аномальным выполнением движений и исчезновением сопряжения между ними и позой. Это легло в основу представления о том, что мозжечок участвует в сенсомоторной интеграции и выполняет важную функцию координации движений. Однако, основываясь на более поздних исследованиях с применением современных методик, можно также говорить о вовлечённости мозжечка не только в выполнение двигательных функций, но ещё и в сенсорную дифференциацию, формирование внимания, рабочей (операционной) памяти, образного мышления, вербального научения и памяти, а также в восприятие боли.

Строение мозжечка. Кора

Снаружи мозжечок покрыт слоем серого вещества, образующего кору мозжечка, разделённую глубокими бороздами на *доли* (в ростокаудальном направлении): переднюю, заднюю и клочково-узловую. В свою очередь, каждая доля параллельными бороздками разделяется на *извилины*; группы извилин формируют *дольки* мозжечка, состоящие из поперечных складок, называемых листками (рис. 1). Благодаря такой особенности строения, мозжечок характеризуется относительно большой площадью поверхности, равной 1120 см². Для сравнения – площадь поверхности новой коры больших полушарий равна 2200 см². Каждую дольку обозначают как классическим названием язычок, центральная, вершина и т.д., так и латинской нумерацией (I-X) в соответствии с распространенной номенклатурой. Мозжечок организован не только в ростокаудальном, но и в сагиттальном направлении. Посередине находится червь, по обе стороны от которого располагаются полушария.

Кора мозжечка представлена тремя слоями, каждый из которых имеет определенный набор клеточных элементов.

Самый поверхностный слой – **молекулярный** – состоит из *параллельных волокон* (аксоны *гранулярных клеток* самого нижнего слоя коры) и разветвлений дендритов и аксонов нейронов нижележащих слоев. В нижней трети молекулярного слоя расположены тела *корзинчатых клеток*. Их дендриты образуют связи с *параллельными волокнами* в наружной части молекулярного слоя.

Длинные аксоны *корзинчатых клеток* идут поперёк извилины и отдают коллатерали к телам *клеток Пуркинье*, расположенным во втором слое коры, густо оплетая их наподобие корзинки.

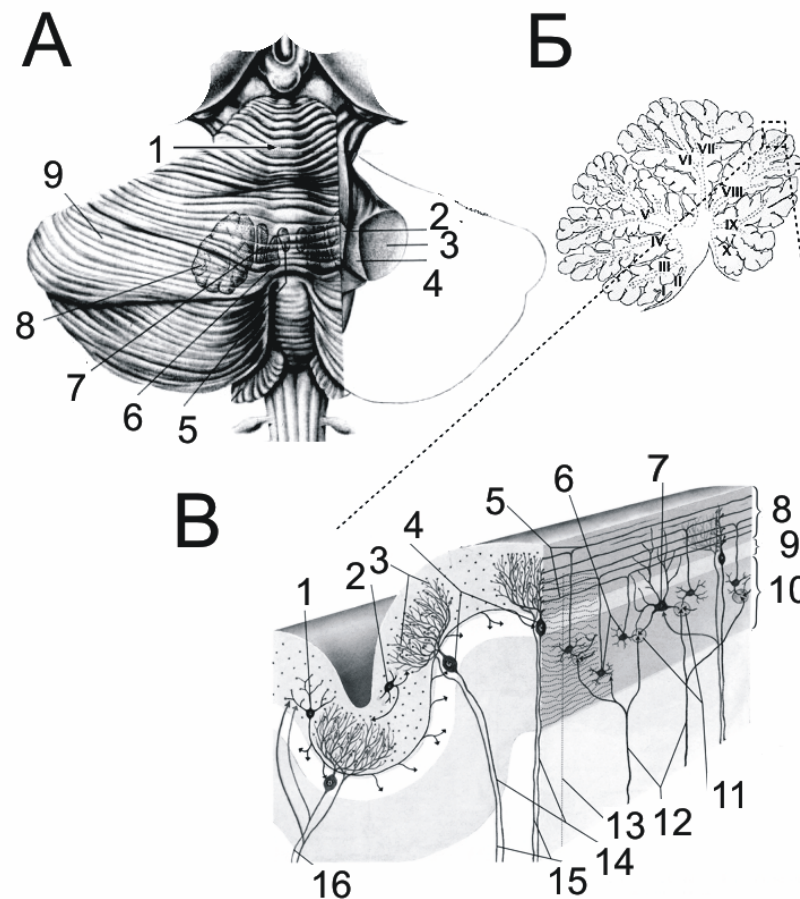


Рис. 1. Строение мозжечка:

А – структуры мозжечка и проекции его ядер: 1 – червь; 2 – верхние ножки; 3 – средние ножки; 4 – нижние ножки; 5 – ядро шатра; 6 – шаровидное ядро; 7 – пробковидное ядро; 8 – зубчатое ядро; 9 – полушарие; **Б** – дольки мозжечка; **В** – строение коры мозжечка: 1 – корзинчатые клетки; 2 – звёздчатые клетки; 3 – дендриты клеток Пуркинье; 4 – клетки Пуркинье; 5 – параллельные волокна; 6 – гранулярные клетки; 7 – клетки Гольджи; 8 – молекулярный слой; 9 – ганглиозный слой; 10 – гранулярный слой; 11 – гломерулярные клубочки; 12 – мшистые волокна; 13 – проекции норадренергических волокон; 14 – аксоны клеток Пуркинье; 15 – лиановидные волокна; 16 – к ядрам мозжечка.

Здесь же в молекулярном слое имеется некоторое количество *звёздчатых клеток*, расположенных чуть выше *корзинчатых клеток*. *Звёздчатые клетки* бывают двух типов. Мелкие *звёздчатые клетки* снабжены короткими дендритами и слабо разветвлёнными аксонами, образующими синапсы на дендритах *клеток Пуркинье*. Крупные *звёздчатые клетки*, в отличие от мелких, имеют длинные и сильно разветвлённые дендриты и аксоны. Ветви их аксонов входят в состав так называемых *корзиночек*. *Корзинчатые и звёздчатые клетки* молекулярного слоя представляют собой единую систему вставочных нейронов, передающую тормозные нервные импульсы на дендриты и тела *клеток Пуркинье*.

Ниже молекулярного слоя находится второй - **ганглиозный** - слой, в котором сосредоточены тела *клеток Пуркинье*, оплетенные коллатералами аксонов *корзинчатых клеток* (рис. 2). Эти крупные клетки ориентированы вертикально по отношению к поверхности коры мозжечка. От крупного грушевидного тела этих нейронов в молекулярный слой отходят два, три дендрита, которые обильно ветвятся и пронизывают всю толщу молекулярного слоя. Все ветви дендритов располагаются только в одной плоскости, перпендикулярной к направлению извилин.

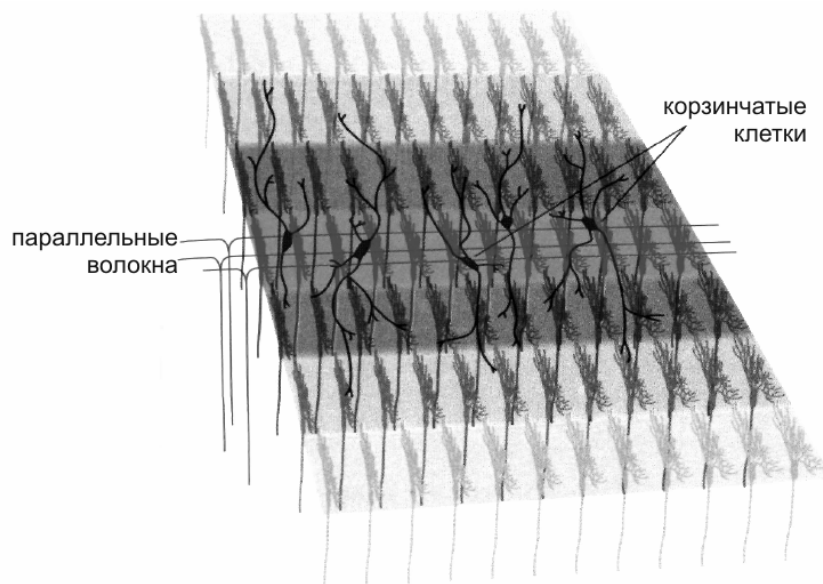


Рис. 2. Взаиморасположение клеток Пуркинье, корзинчатых клеток и параллельных волокон.

Дендриты *клеток Пуркинье* содержат множество шипиков, на которых синапсы образуют *параллельные волокна* молекулярного слоя. От основания тел *клеток Пуркинье* отходят аксоны, проходящие через третий – **гранулярный** – слой коры мозжечка в белое вещество и заканчивающиеся на нейронах глубоких ядер мозжечка. Часть аксонов *клеток Пуркинье* заканчивается на вестибулярных ядрах ствола мозга. Аксоны *клеток Пуркинье* являются начальным звеном эфферентных тормозных путей мозжечка, представляющих *практически единственный выход из коры мозжечка*. В пределах **гранулярного** слоя от этих аксонов отходят коллатерали, которые возвращаются в **ганглиозный** слой и вступают в синаптическую связь с соседними *клетками Пуркинье*.

Гранулярный слой, расположенный под **ганглиозным**, содержит большое число интернейронов клеток-зёрен, или *гранулярных клеток*. По некоторым подсчётам их число может достигать 10 млрд. Клетка имеет 3-4 коротких дендрита, заканчивающихся в этом же слое концевыми ветвлениями в виде "птичьей лапки". Вступая в синаптическую связь с окончаниями приходящих в мозжечок афферентных возбуждающих *моховидных волокон*, дендриты *гранулярных клеток* образуют характерные структуры, именуемые клубочками (гломерулами) мозжечка (см. рис. 1). Аксоны *гранулярных клеток* поднимаются вертикально вверх в молекулярный слой и там Т-образно ветвятся, образуя обозначенные выше *параллельные волокна*, идущие параллельно поверхности коры.

Преодолевая большие расстояния, эти волокна пересекают ветвления дендритов многих *клеток Пуркинье* и образуют с ними и дендритами *корзинчатых и звёздчатых клеток* синаптические контакты. Например, подсчитано, что через дендритное дерево каждой *клетки Пуркинье* проходят под прямым углом к нему свыше 200 000 таких волокон. Таким образом, *параллельные волокна* передают возбуждение, полученное ими от *моховидных волокон*, на значительное расстояние многим *клеткам Пуркинье*. Причём одно *параллельное волокно* объединяет ряд *клеток Пуркинье*, проецирующихся в определённом порядке к нижележащим ядрам мозжечка. Значение такого объединения состоит в том, что оно может контролировать сразу несколько суставов, обеспечивая, таким образом, сложную координацию движений.

Длина параллельных волокон достаточна, для того что бы объединить *клетки Пуркинье*, проецирующиеся на соседние глубокие ядра, что обеспечивает межъядерную координацию. Вторым типом клеток **гранулярного** слоя мозжечка являются *клетки Гольджи*. Различают два вида таких клеток: с короткими и длинными аксонами. Нейроны с короткими аксонами лежат вблизи **ганглиозного** слоя. Их разветвлённые дендриты распространяются в **молекулярном слое** и образуют синапсы с *параллельными волокнами*. Короткие аксоны направляются к клубочкам мозжечка и заканчиваются синапсами на концевых ветвлениях дендритов *гранулярных клеток* проксимальнее синапсов *моховидных волокон*. *Клетки Гольджи* возбуждаются импульсами от коллатералей *моховидных волокон*, коллатералей *клеток Пуркинье* и

параллельных волокон и тормозят передачу импульсов от моховидных волокон к гранулярным клеткам.

Нейромедиатором, выделяющимся звёздчатыми и корзинчатыми клетками, а также клетками Гольджи и Пуркинье, является ГАМК; гранулярные клетки выделяют глутамат.

Системы афферентных входов в кору мозжечка

Афферентный вход к нейронному аппарату коры осуществляется по трём системам волокон. Это, во-первых, лазающие или **лиановидные волокна** (рис. 1, 3), идущие из нижних олив продолговатого мозга. Нейроны нижней оливы дают начало оливомозжечковому тракту, который через нижнюю ножку входит в мозжечок. Аксоны этого тракта распределены по всем отделам мозжечка. В свою очередь **нижняя олива** получает афферентную информацию по нескольким путям от вестибулярной системы, спинного мозга (восходящие тракты) и коры больших полушарий (нисходящие тракты).

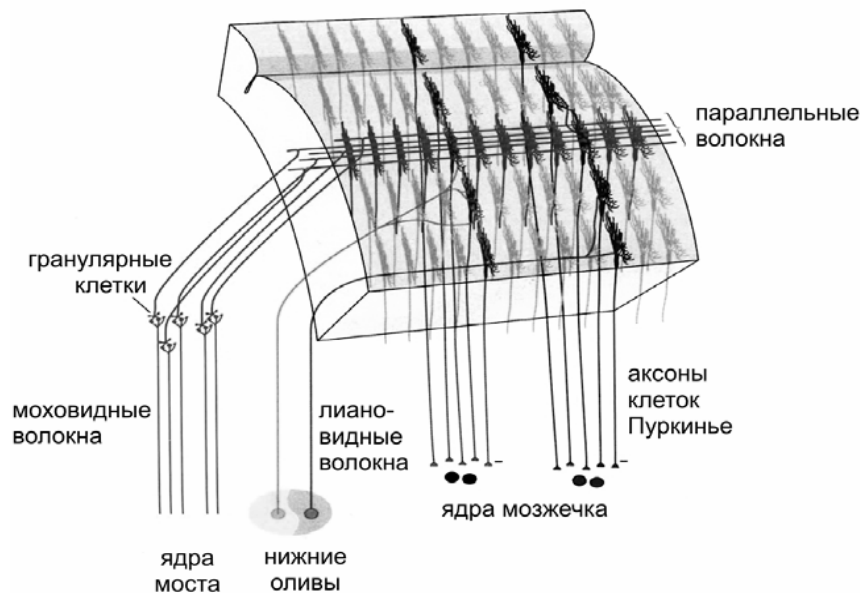


Рис. 3. Взаиморасположение системы мшистые волокна/параллельные волокна и лиановидных волокон.

Лиановидные волокна широко ветвятся и подобно лианам оплетают дендриты клеток Пуркинье, формируя на них глутаматэргические (возбуждающие) синапсы. К каждой клетке Пуркинье подходит одно лиановидное волокно, а каждое такое волокно даёт ответвления к 10 - 15 клеткам Пуркинье. Обвиваясь вокруг дендритного дерева этой клетки,

оно формирует здесь множество синапсов, что обеспечивает исключительную надежность синаптической передачи.

Вторая система афферентных волокон – это мшистые, или **моховидные волокна**, идущие от ядер моста и оканчивающиеся возбуждающими в основном глутаматергическими синапсами на **гранулярных клетках**, обеспечивающие прямой проприоцептивный вход от всех частей тела, а также вход от коры больших полушарий. Единичный импульс в мшистых волокнах приводит к вспышке спайковой активности в **гранулярных клетках**. Немаловажным является факт того, что как **лиановидные**, так и **мшистые волокна** через дополнительные коллатерали образуют синаптические контакты на нейронах ядер мозжечка.

И наконец, третья система афферентных волокон – это также широко ветвящиеся **норадренергические волокна** (см. рис. 1), поступающие в кору мозжечка из голубого пятна в среднем мозгу, а также **серотонинергические** от ядер шва. Голубое пятно представляет собой скопление из нескольких сотен нейронов, аксоны которых способны диффузно выбрасывать норадреналин в межклеточное пространство. Вероятно, эти нейроны выполняют нейромодуляторную функцию и могут изменять возбудимость нейронов, локализованных в коре мозжечка.

Мозжечковые ножки и проводящие пути

Со стволовой частью мозга мозжечок соединяется тремя парами ножек, образованными нервными волокнами.

Нижние мозжечковые ножки спускаются вниз, сливаясь с продолговатым мозгом и образованы в основном афферентными нервными окончаниями, образующими пути, идущие от спинного мозга и ствола головного мозга к коре мозжечка.

№ пп.	Название пути	Его начало	Транзитные структуры	Окончание	Значение
1	Задний спинно-мозжечковый путь (путь Флексига)	Проприорецепторы мышц, сухожилий и надкостницы	Задняя часть бокового столба спинного мозга, нижние оливы продолговатого	Мшистые волокна в кору мозжечка (ядра шатра)	От спинного мозга и ствола головного мозга к коре мозжечка

2	Оливо-мозжечковый путь	Ядра нижних олив продолговатого мозга		Лиановидные волокна в кору мозжечка	Связи коры с мозжечком
3	Вестибуло-мозжечковый путь	Вестибулярные ядра (ядро Бехтерева)		Мшистые волокна в кору мозжечка ядра шатра	Связи вестибулярного аппарата и вестибулярных ядер с мозжечком
4	Ретикуло-мозжечковый путь	Ретикулярная формация ствола головного мозга		Кора мозжечка (червь)	Соединяет мозжечок и базальные ганглии экстрапирамидной системы

Верхние мозжечковые ножки имеют две системы: афферентную – от спинного мозга к мозжечку и эфферентную – от мозжечка к экстрапирамидной системе, а затем к спинному мозгу. Это позволяет мозжечку получать импульсы от спинного мозга и через экстрапирамидную систему посылать импульсы к спинному мозгу, оказывая на последний рефлекторное влияние.

№ пп.	Название пути	Его начало	Транзитные структуры	Окончание	Значение
1	Передний спинно-мозжечковый путь (путь Говерса)	Проприорецепторы мышц, суставов, сухожилий и надкостницы	Спинной мозг, нижние оливы продолговатого мозга	Мшистые волокна в кору мозжечка (ядра шатра)	От спинного мозга и ствола головного мозга к коре мозжечка
2	Мозжечково-красноядерный путь	Нейроны промежуточных, шаровидных ядер мозжечка	Перекрест Вернике	Красные ядра среднего мозга, часть к зрительному бугру	Через руброспинальный тракт к мускулатуре

3	Мозжечково-таламический путь	Зубчатые ядра мозжечка		Специфические ядра таламуса	Через кору с экстрапирамидной системой
4	Мозжечково-ретикулярный путь	Мозжечок ядра шатра		Ретикулярная формация ствола мозга	Через мосторетикуло-спинальный тракт с двигательными центрами спинного мозга
5	Мозжечково-вестибулярный путь	От клеток Пуркиньи и ядер шатра		Вестибулярные ядра (ядро Дейтерса)	Через вестибуло-спинальный тракт к двигательным центрам спинного мозга

Средние мозжечковые ножки (главным образом афферентные пути) состоят из многочисленных нервных мостомозжечковых волокон, начинающихся от ядер моста и оканчивающихся в коре противоположного полушария мозжечка, являющихся частью двухнейронного корково-мостомозжечкового пути, благодаря которому кора большого мозга (главным образом лобной доли) связана с корой противоположных полушарий мозжечка.

№ пп.	Название пути	Его начало	Транзитные структуры	Окончание	Значение
1	Лобно-мостомозжечковый путь	Передние и средние лобные извилины	Мост	Мшистые волокна в кору мозжечка и его ядра	Связи коры больших полушарий с противоположной корой мозжечка
2	Височно-мостомозжечковый путь	Кора височных долей головного мозга	Мост	Мшистые волокна в кору мозжечка и его ядра	Связи коры больших полушарий с противоположной корой мозжечка

3	Затылоч-но-мосто-мозжеч-ковый путь	Кора затылочной доли головного мозга	Мост	Мшистые волокна в кору мозжечка и его ядра	Связи коры больших полушарий с противоположной корой мозжечка
---	------------------------------------	--------------------------------------	------	--	---

Проводящие пути мозжечкового направления для проприоцептивной информации [spinocerebellar tracts]

Проводящие пути мозжечкового направления для проприоцептивной информации, tractus spinocerebellaris или спинно-мозжечковые пути (тракты) – это группа путей, проводящих информацию от сенсорных рецепторов опорно-двигательной системы (проприорецепторов), к нейронам коры мозжечка, представляющим одно из высших звеньев в иерархии регуляции функции опорно-двигательной системы.

Эти пути представляют собой цепи (сети) нейронов, проводящих информацию о целях движений, об объекте управления опорно-двигательной системы – опорно-двигательным аппарате и о результатах достижения целей. Эти цепи передают информацию последовательно к каждому звену иерархии нервных центров, составляющих управляющее звено или регулятор опорно-двигательной системы.

Цепи нейронов проприоцептивных путей мозжечкового направления начинаются чувствительными окончаниями от соответствующих рецепторов, расположенных в мышцах, сухожилиях, суставных капсулах, связках. Информация от этих рецепторов передаётся проксимально по нервным волокнам – периферическим отросткам первых нейронов цепи. Это афферентные нейроны, тела которых лежат в спинно-мозговом узле. Центральные отростки этих нейронов могут иметь два направления. В соответствии с этими направлениями и названием места расположения второго нейрона цепей, выделены два тракта: задний спинно-мозжечковый путь (пучок Флексига – немецкий анатом-невролог) и передний спинно-мозжечковый путь (пучок Говерса – британский невролог).

Задний спинно-мозжечковый путь (рис. 4). Центральные отростки афферентных нейронов (от мышечных рецепторов растяжения и кожных рецепторов) заднего спинно-мозжечкового пути из спинно-мозгового узла в составе задних корешков направляются в задние рога спинного мозга. Их терминалы образуют синапсы на нейронах грудного ядра (nucleus thoracicus, ядро Кларка). Нейроны грудного ядра являются вторыми нейронами заднего спинно-мозжечкового пути. Совокупность аксонов вторых нейронов и образует задний спинно-мозжечковый путь. Эти аксоны выходят в заднюю часть боковых канатиков своей стороны, поднимаются проксимально (вверх) позади переднего спинно-мозжечкового пути. В продолговатом мозге волокна этого пути

располагаются между нижним ядром оливы и волокнами спинно-мозгового пути тройничного нерва. Затем через нижние мозжечковые ножки, образуя преддверно-мозжечковый путь, они следуют к ядру шатра червя мозжечка, а от него – к коре I - IV долек мозжечка и отчасти к коре V дольки мозжечка. Здесь задний спинно-мозжечковый путь заканчивается. По этому тракту поступают сигналы из мышечных веретён, рецепторов Гольджи, тактильных рецепторов кожи и рецепторов суставов. Они информируют мозжечок о степени мышечного сокращения, напряжения мышечных сухожилий, расположении и скорости движений частей тела, действующих на него сил.

Передний спинно-мозжечковый путь. Центральные отростки афферентных нейронов переднего спинно-мозжечкового пути из спинно-мозгового узла в составе задних корешков направляются к нейронам промежуточно-медиального ядра, расположенного с латеральной стороны грудного ядра. Терминалы центральных отростков образуют на их телах синапсы. Большая часть аксонов вторых нейронов совершает перекрест. Волокна переходят через переднюю серую спайку в переднюю часть бокового канатика противоположной стороны. Другая часть аксонов вторых нейронов не совершает перекреста и проходит в составе передненаружных отделов боковых канатиков своей стороны.

В продолговатом мозге аксоны вторых нейронов проходят между нижней оливой и нижней мозжечковой ножкой. В покрывке моста они приближаются к его дорсальной поверхности. На границе со средним мозгом волокна переднего спинно-мозжечкового пути поворачивают дорсально в область верхнего мозгового паруса. Здесь часть волокон ещё раз переходит на противоположную сторону, а затем через верхние ножки мозжечка достигают передне-верхних отделов мозжечка и входят в ядро шатра червя мозжечка, а также в кору мозжечка.

Спинно-мозжечковые пути проводят потенциалы действия (ПД) со скоростью 120 м/с, самой высокой скоростью в ЦНС. Эта исключительно высокая скорость проведения необходима для срочного информирования мозжечка об изменениях в периферической мышечной деятельности.

Описанные спинно-мозжечковые пути основные, но не единственные известные спинно – мозжечковые пути. Частью заднего спинно – мозжечкового тракта считают клиновидно-мозжечковый тракт (tractus cuneocerebellaris), начинающийся от добавочного клиновидного ядра в каудальной части продолговатого мозга. Частью переднего спинно-мозжечкового тракта считают ростральный спинно-мозжечковый тракт (tractus spinocerebellaris rostralis). Существуют также не прямые спинно-мозжечковые тракты. Среди них наиболее изучены: спинно-оливарно-мозжечковые тракты, спинно-бульбо-мозжечковые тракты и спинно-ретикуло-мозжечковые тракты.

Благодаря информации, поступающей по передним и задним спинно-мозжечковым путям, мозжечок как один из нервных центров в иерархии регуляторов опорно-двигательной системы участвует в управлении движениями,

обеспечивает равновесие тела без участия высших отделов головного мозга (коры полушарий большого мозга), без участия сознания.

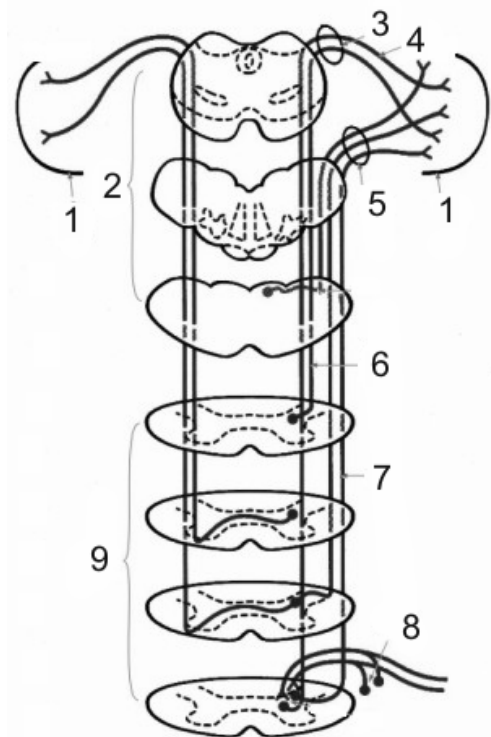


Рис. 4. Проводящие пути мозжечкового направления для проприоцептивной информации:

1 – мозжечок; 2 – продолговатый мозг; 3 – верхняя мозжечковая ножка; 4 – передние спинно-мозжечковые пути (пучок Говерса); 5 – нижняя мозжечковая ножка; 6 – передние спинно-мозжечковые пути (пучок Говерса); 7 – задние спинно-мозжечковые пути (пучок Флексига); 8 – тела афферентных нейронов спинно-мозгового узла; 9 – спинной мозг.

Процессы, протекающие в основных клеточных контурах коры мозжечка

Нейрофизиологические исследования Дж. Экклса показали, что *корзинчатые и звёздчатые клетки*, которые заканчиваются синапсами на *клетках Пуркинье*, вызывают в них тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП) (как результат активации рецепторов чувствительных к гамма-аминомасляной кислоте (ГАМК-А) и входом в *клетку Пуркинье* ионов хлора) и подавление фоновой импульсной активности. *Клетки Гольджи* через ГАМК-эргические синапсы тормозят *гранулярные клетки* по принципу обратной связи.

Таким образом, большинство связей, опосредованных интернейронами коры мозжечка, являются тормозными. Исключение составляют только *гранулярные клетки*, которые возбуждаются от *мшистых волокон* и сами через *параллельные волокна* активируют все остальные интернейроны коры мозжечка. Однако конечный эффект этой активации опять-таки сводится к торможению (рис. 5).

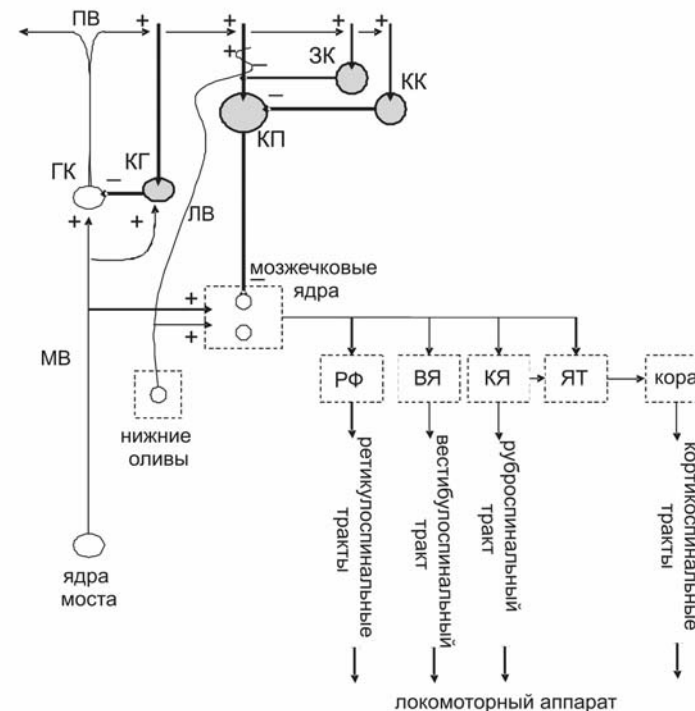


Рис. 5. Организация основных клеточных контуров коры мозжечка:

КП – клетки Пуркинье; ЗК – звездчатые клетки; КК – корзинчатые клетки; КГ – клетки Гольджи; ГК – гранулярные клетки; ЛВ – лиановидные волокна; МВ – мшистые волокна; РФ – ядра ретикулярной формации; ВЯ – вестибулярные ядра (продолговатый мозг); КР – красные ядра (средний мозг); ЯТ – ядра таламуса. ЗК, КК, КП, КГ – тормозные нейроны, вызывающие генерацию ТПСП “-”; возбуждающие “+” входы лиановидных и мшистых волокон.

Как уже было сказано, помимо входов от большого числа *параллельных волокон гранулярных клеток*, на каждую *клетку Пуркинье*, обладающую фоновой активностью, через сложный синапс оказывает мощное воздействие одиночное

афферентное *лиановидное волокно*, а также *мишстые волокна*. Возникающие под действием этого возбуждения разряды *клеток Пуркинье*, согласно электрофизиологическим данным, вызывают в конечном итоге тоническое торможение нейронов собственных ядер мозжечка, а также вестибулярных ядер.

Очевидно, *механизм этого торможения можно представить следующим образом*. Возбуждение *клеток Пуркинье* через систему *лиановидных или мишстых волокон* приводит к увеличению частоты импульсных разрядов этих нейронов и, как следствие, к усилению торможения ядер мозжечка. Напротив, торможение *клеток Пуркинье*, вызванное *звёздчатыми или корзинчатыми клетками*, сопровождается растормаживанием нейронов в ядрах мозжечка. Сами же ядра мозжечка, обладающие постоянной тонической активностью, через нисходящие пути регулируют уровень возбудимости двигательных центров спинного мозга и мышечный тонус.

Согласно гипотезе, высказанной Дж. Экклсом, большое количество тормозных нейронов в коре мозжечка предотвращает длительную циркуляцию возбуждения по нейронным цепям. Любой возбуждающий импульс, приходя в кору мозжечка, превращается в торможение за время порядка 100 мс. Так происходит как бы автоматическое стирание предшествующей информации, которое позволяет коре мозжечка участвовать в регуляции быстрых движений.

Электрическая активность *клетки Пуркинье* чрезвычайно разнообразна – от длительных пауз и высокочастотных пачек импульсов до относительно медленных высокоамплитудных потенциалов, растянутых нередко на десятки миллисекунд. Это так называемые *сложные комплексные спайки*, возникающие со средней частотой 1 раз в секунду (рис. 6). Эти сложные импульсы возникают в *клетках Пуркинье* при активации их метаботропных глутаматных рецепторов (GluR1 подтип), вызванных возбуждением *лиановидных волокон*.

Комплексные спайки деполяризуют *клетку Пуркинье* на 10-15 мс, и в ней развиваются кальций-зависимые потенциалы действия (ПД) (вход ионов кальция). За ПД наступает следовая деполяризация, которая возникает вследствие активации кальций-зависимой калиевой проводимости мембраны нейрона. После следовой деполяризации наступает следовая гиперполяризация. Именно по этим причинам *клетка Пуркинье* может возбуждаться по этому входу не более 2 раз в секунду.

В силу конструкции синапса, образованного *лиановидным волокном*, и его расположения на проксимальных ветвях дендритов *клетки Пуркинье*, для возникновения *комплексных спайков* электрической активности достаточно даже одного импульса *лиановидной клетки*.

Генерация другого типа импульсов – *простых спайков* с высокой частотой, до 100 в секунду, обусловлена в основном активацией другого типа рецепторов, а именно АМРА глутаматных рецепторов (АМРА – альфа-аминометилзоксазолпропионовая кислота, вызванной активностью возбуждающих входов *параллельных волокон*. Синаптическая активация через *параллельные волокна* вызывает генерацию натриевых ПД в соме, а при большой амплитуде – генерацию дендритных кальциевых ПД.

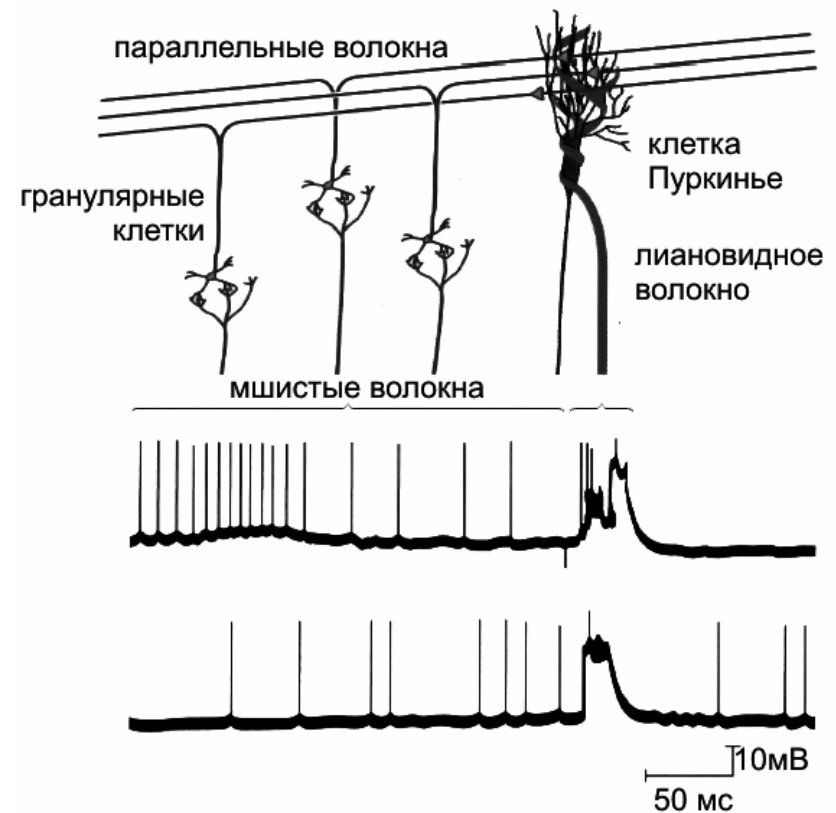


Рис. 6. Примеры простых и сложных импульсных спайков, возникающих в клетках Пуркинье в ответ на стимуляцию ответов параллельных и лиановидных волокон соответственно.

На дендритном дереве *клеток Пуркинье*, участки на которых расположены синапсы с *лиановидными волокнами* и *гранулярными клетками* (входы от *мишстых волокон*), не перекрываются. Синапсы с *гранулярными клетками* локализуются на дистальных участках дендритов, а с *лиановидных волокон* – на проксимальных. Тормозные синапсы от вставочных нейронов первого слоя также пространственно разнесены: отростки *корзинчатых клеток* связаны с базальными частями тел *клеток Пуркинье*, а *звёздчатых клеток* – с дендритами.

Специфика взаимодействия входов *лиановидных* и *параллельных волокон*, приходящих к одной и той же клетке, является важной в понимании механизмов преобразования информации в коре мозжечка. Считается, что такой вид синаптической пластичности, как долговременная депрессия – ДВД (long term depression - LTD) – является главным механизмом, лежащим в основе процессов

научения в мозжечке. Для индукции ДВД необходима совпадающая во времени слабая и сильная стимуляция двух входов на клетку, что сопровождается ослаблением синаптической передачи слабого входа. Одновременная стимуляция *параллельных* и *лиановидных волокон* в течение нескольких минут приводит к тому, что последующие ответы на стимуляцию *параллельных волокон* будут ослаблены в течение нескольких часов. Это связано с существенным уменьшением чувствительности постсинаптической мембраны к глутамату. Причём деполяризация *клетки Пуркинье*, вызывающая кальциевый ПД в дендритах, может служить заменой стимуляции *лиановидного волокна* при индукции ДВД. Однако ни стимуляция *лиановидных волокон*, ни искусственная деполяризация по отдельности, не были эффективны для индукции ДВД: всегда была необходима коактивация глутаматных рецепторов, вызванная либо стимуляцией *параллельных волокон*, либо прямой аппликацией глутамата. В случае стимуляции параллельных волокон ДВД оказывалась входо-специфична, то есть ослаблялись только стимулировавшиеся входы. Помимо ДВД, при такой схеме эксперимента, связанной с парной активацией *лиановидных* и *параллельных волокон*, в синапсах между последними и тормозными интернейронами (*корзинчатыми* и *звёздчатыми клеткам*), индуцируется долговременная потенциация (ДВП).

Развитие ДВД в мозжечке может быть связано с двумя постсинаптическими сигнальными путями. 1) Активация mGluR1 подтипа рецепторов *клеток Пуркинье* синапсов, образованных *параллельными волокнами*, запускает внутриклеточный каскад, включающий фосфолипазу $\text{C}\alpha$, образование диацилглицерола (ДАГ) и инозитол-3-фосфата. ДАГ стимулирует протеинкиназу $\text{C}\alpha$, а инозитол-3-фосфат вызывает освобождение ионов Ca^{2+} из внутриклеточных депо. Увеличение уровня Ca^{2+} стимулирует NOсинтазу, а образующийся NO стимулирует синтез цГМФ. 2) Освобождение глутамата из окончаний *лиановидных волокон* активирует AMPA рецепторы *клеток Пуркинье*, что приводит к деполяризации и открытию потенциал-зависимых Ca^{2+} каналов, увеличению внутриклеточного Ca^{2+} в постсинаптической клетке (*Пуркинье*). Причём вход ионов Na^+ через AMPA рецепторы также может играть роль индукции ДВД, так как замена внеклеточного натрия на ионы лития блокирует развитие ДВД.

Ядра мозжечка и их электрическая активность

В белом веществе мозжечка сконцентрированы три пары ядер (см. рис. 1). В белом веществе червя близко к срединной плоскости находится *ядро шатра* (*nucleus fastigii*) или *фастигиальное ядро*. Нейроны этого ядра посылают свои отростки к вестибулярному ядру Дейтерса и к ретикулярной формации продолговатого мозга и варолиева моста, где берёт своё начало ретикулоспинальный тракт спинного мозга. Латеральнее ядра шатра находится *вставочное* или *промежуточное ядро*, которое у человека разделяется на *шаровидное* (*nucleus globosus*) и *пробковидное ядро* (*nucleus emboliformis*). От

вставочного ядра аксоны идут в средний мозг к красному ядру. Менее развитый афферентный путь от вставочного ядра идёт в промежуточный мозг к вентролатеральному ядру зрительного бугра – таламуса – и оттуда к двигательной коре. Латеральнее всех ядер лежит наиболее крупное *зубчатое ядро* мозжечка, от которого мощные пучки волокон направляются к вентролатеральному ядру таламуса, и далее аксоны нейронов второго порядка проецируются в моторные зоны коры.

Тач и его коллеги, работая на приматах, изучали взаимоотношения между заученными движениями и электрической активностью нейронов ядер мозжечка. Обезьян учили выполнять ряд последовательных сгибательных и разгибательных движений с нагрузкой. Изменяющийся груз использовали для того, чтобы отделить мышечную активность, связанную с положением сустава, от активности, зависящей от направления движения. **Нейроны ядер мозжечка разряжались электрическими импульсами в трёх случаях:** 1) одни были активны при выполнении работы с нагрузкой, 2) другие были активны при определённом положении сустава, 3) третьи генерировали разряды при движении в определённом направлении. Во время заученных движений клетки *зубчатого ядра* активировались раньше, чем клетки первичной моторной коры, затем после моторной коры следовала активность в *промежуточном ядре* мозжечка, а завершало процесс мышечное сокращение.

Эта последовательность согласуется с идеей о том, что информация о планируемых движениях передаётся от ассоциативной моторной коры к латеральной доле мозжечка, где она обрабатывается и посылается обратно к первичной моторной коре через *зубчатое ядро*. Сигналы от моторной коры затем передаются к соответствующим спинальным мотонейронам, а также проходят через *промежуточное ядро*, где возможна поправка двигательной команды. Идея о том, что *зубчатое ядро* играет роль в инициации планируемых действий, поддерживается и другими экспериментами, в которых охлаждение этого ядра тормозило начало произвольного движения и появление соответствующей ему клеточной активности в двигательной коре.

Клетки Пуркинье средней части мозжечка, посылающие отростки к *промежуточному ядру*, получают проприоцептивный вход от мышц, участвующих в движении, и поэтому могут модулировать выходной сигнал, проходящий через *промежуточное ядро*. Электрические разряды в этом ядре, зарегистрированные во время наклонных движений, совпадали с разрядами A1 афферентов в тех же экспериментальных условиях. Эти мозжечковые клетки разряжались особенно сильно в начале движения, причем как при сгибании, так и при разгибании. Более того, внешние толчки во время наклонных движений тут же отражались в активности как A1 афферентов, так и клеток *промежуточного ядра*. Исходя из этих и других экспериментов, было предположено, что одной из функций *промежуточного ядра* является отслеживание и контроль (посредством 7-мотонейронов) рефлексов с мышечных веретён. Такое регулирование помогает уменьшить вариации рефлекторной

реакции, которые могут происходить во время медленных изменений длины мышцы. Это приводит к сглаживанию сокращения.

Итак, есть основания считать, что **зубчатое ядро** может играть важную роль в инициации, организации и исполнении планируемых движений, тогда как **промежуточное ядро** – в конечной регулировке рефлексов и движений, в частности, контроле над отклонениями от выполнения команды. Аfferентные и эfferентные связи **ядра шатра** играют, вероятно, роль в контроле положения тела в пространстве. Эксперименты, в которых синаптическая передача в том или другом ядре была блокирована локальной аппликацией химических агентов, подтверждают эту точку зрения. Блокирование **ядра шатра** нарушало способность сидеть, стоять, а также ходить; блокирование **промежуточного ядра** вызывало сильный тремор вытянутой руки; блокирование **зубчатого ядра** приводило к неправильному касанию мишеней и к дискоординации сложных движений пальцев рук.

Особенности проекций клеток Пуркинье к ядрам мозжечка

Существует определённая топография связей коры мозжечка с его ядрами. Согласно классификации Брода, кору мозжечка млекопитающих можно разделить на три продольные зоны: 1) *медиальную червячную зону*, от которой аксоны *клеток Пуркинье* проецируются напрямую либо через **ядро шатра** к латеральному вестибулярному ядру; 2) *промежуточную зону коры*, связанную с **промежуточным ядром**, и *латеральную зону коры полушарий*, дающую проекции к **зубчатому ядру**. Эта классификация, в основу которой положены эfferентные связи мозжечка, свидетельствует о том, что латеральные отделы мозжечка через **зубчатое ядро** связаны с более высокими уровнями головного мозга.

Согласно другой классификации О. Ларсела, всю поверхность мозжечка можно разделить на отделы в зависимости от характера поступающих аfferентных путей и филогенетического возраста структурных образований.

Узел червя и краевые дольки полушарий с каждой стороны, образуют наиболее изолированную *фолликулонодулярную долю* (X), составляющую *древний мозжечок* (**архиперебеллум**), или вестибулоцеребеллум, гомологичный мозжечку круглоротых. Здесь заканчиваются прямые проекции в виде первичных аfferентных вестибулярных нервов, а также проекции второго порядка (представленные *мишистыми волокнами*) от вестибулярных ядер продолговатого мозга.

Кстати говоря, сопоставление структуры мозжечка позвоночных наводит на мысль, что эволюционно этот отдел ЦНС появился в результате развития как раз вестибулярных ядер. Вестибулярные аfferенты входят через ипсилатеральную нижнюю ножку мозжечка и дают коллатерали к **ядру шатра**. В свою очередь к вестибулярным ядрам подходят отростки чувствительных нейронов полукружных каналов внутреннего уха, сообщающие информацию о влиянии силы гравитации, включая линейное и угловое смещение головы. Эfferентные

пути **архиперебеллума**, представленные аксонами *клеток Пуркинье*, формируя некую петлю обратной связи, заканчиваются на нейронах медиального и латерального вестибулярного ядра, таким образом делая возможным сохранять равновесие тела в покое и при ходьбе, определяя тонус позных мышц туловища и разгибателей конечностей.

Следующий отдел мозжечка – *старый мозжечок* (**палеоцеребеллум**) или спиноцеребеллум – включает в себя оставшиеся части червя, соответствующие передней доле, пирамиды, язычок и парафолликулярный отдел. В **палеоцеребеллуме** находятся проекции восходящих переднего и заднего спинно-мозжечковых трактов, образующие *мишистые волокна*, несущие информацию от проприорецепторов мышц туловища и задних конечностей. Таким образом, этот отдел содержит несколько соматотопических карт одна из них – в передней доле, другая – в задней. Так же **палеоцеребеллум** через коллатерали кортикоспинального тракта получает эfferентную “копию” нисходящих команд локомоторному аппарату. Соматотопическая организация этих соматосенсорных (аfferентных) проекций сначала была прослежена в общей форме методом вызванных потенциалов. Сравнительно недавно регистрация активности индивидуальных клеток позволила разобрать схему комплексной микроорганизации мозжечка. При исследовании соматосенсорных проекций *мишистых волокон* в *гранулярном слое* обнаружено, что небольшие участки ипсилатеральной поверхности тела представлены здесь в виде дискретных резко ограниченных проекционных зон (фракционная соматотопия). Одной из особенностей этой организации оказалось наличие множества иногда удалённых друг от друга зон, представляющих идентичные или сходные поверхностные участки.

И, наконец, третий отдел – новый мозжечок (**неоцеребеллум**), или цереброцеребеллум, – состоит из появляющихся у млекопитающих полушарий и участков червя, которые расположены каудальнее первой борозды. К **неоцеребеллуму** по церебромостомозжечковым трактам, переключающимся в ядрах варолиевого моста, поступает аfferентная импульсация от обширных областей коры больших полушарий (лобных, теменных, височных и затылочных долей). Можно сказать, что это информация о замысле движения. Эfferентные проекции от *клеток Пуркинье* проходят через **зубчатое ядро** мозжечка, входят в состав верхних ножек мозжечка и оканчиваются на нейронах вентролатерального таламуса, где начинаются прямые проекции к премоторной и моторной зонам коры больших полушарий головного мозга (упреждающий контроль планируемого движения), а также на нейронах контралатерального красного ядра и далее нижних олив. Оливарный комплекс даёт начало лиановидным волокнам, направляющимся к мозжечку. Нижние оливы также получают входы от премоторных зон коры (научение – ДВД – коррекция двигательного акта). Недавние исследования дают право говорить о том, что **неоцеребеллум** может быть вовлечён в реализацию когнитивных функций, например, участвовать в формировании рабочей памяти. Это является очень важным для получения и обработки сенсорной информации в ходе решения

задач, требующих пространственного и быстрого решения, необходимого для программирования комплекса двигательных актов.

Функции мозжечка

Мозжечок как надсегментарный орган, входящий в систему регуляции движений, выполняет следующие важные функции:

1 – *Регуляции позы и мышечного тонуса.*

2 – *Сенсомоторная координация позных и целенаправленных движений.*

3 – *Координация быстрых целенаправленных движений, осуществляемых по команде из коры больших полушарий.*

Эти функции мозжечка наиболее удобно разбирать в соответствии с топической классификацией его отделов, основанной на характере афферентных связей.

Медиальная червячная зона мозжечка в наибольшей степени связана с реализацией первой функции, т.е. с управлением тонуса, позы и равновесия тела. В эту зону коры мозжечка, а также в флокунлодулярную долю **архиперебеллума** поступает афферентная информация, сигнализирующая о позе и состоянии локомоторного аппарата. После обработки этой информации из коры мозжечка через **ядро шатра** корректирующие команды направляются к вестибулярным ядрам (ядро Дитерса), к ретикулярной формации ствола и оттуда к спинальным центрам по ретикулоспинальным и вестибулоспинальным трактам. Таким образом, вся система работает по принципу обратной связи и обеспечивает срочную регуляцию антигравитационного тонуса. Удаление червячной зоны мозжечка вызывает растормаживание ядра Дейтерса и как результат – усиление тонуса разгибателей у животного в состоянии децеребрационной ригидности. Электрическое раздражение этой зоны, напротив, приводит к ослаблению тонуса мышц разгибателей за счёт активации тормозных влияний мозжечка на ядро Дейтерса.

Промежуточная зона коры мозжечка, связанная с **промежуточным ядром**, так же как и предыдущая зона, имеет афферентные входы от спинальных трактов, что позволяет получать копию афферентации – информацию о позе и состоянии локомоторного аппарата (текущее состояние регулируемой переменной). Однако, кроме того, через ядра моста промежуточная зона коры мозжечка получает информацию от двигательной области коры больших полушарий и стволовых двигательных центров. Эта информация поступает через коллатерали кортикоспинального тракта и сигнализирует о готовящемся целенаправленном движении – копия эфферентации (представление о требуемом конечном состоянии регулируемой переменной). Сопоставление по этим двум путям информации позволяет промежуточной зоне коры мозжечка рассчитывать ошибку, о которой сообщает в двигательные центры ствола мозга и непрерывно участвовать в координации целенаправленных движений с рефлексом поддержания позы, другими словами, в выборе наиболее оптимальной для выполнения движения позы.

Как уже отмечалось выше, латеральная, филогенетически наиболее молодая, кора полушарий мозжечка даёт эфферентные проекции к **зубчатому ядру**. Эта латеральная зона через церебромостомозжечковый тракт получает афферентный вход от различных ассоциативных зон коры больших полушарий. По этим афферентным путям в кору полушарий мозжечка поступает информация о замысле движения. В полушариях и **зубчатом ядре** эта информация преобразуется в программу движения, которая по мозжечково-таламо-кортикальному тракту поступает в двигательные зоны коры больших полушарий. В дальнейшем двигательный акт реализуется за счёт нисходящих команд, идущих от двигательной коры в спинной мозг по кортикоспинальному тракту. Кроме того, от **зубчатого ядра** мозжечка через красное ядро могут распространяться прямые нисходящие воздействия к спинальным центрам. Эта сложная система регуляции движений с наличием обратных связей между мозжечком и корой больших полушарий позволяет полушариям мозжечка участвовать в организации быстрых целенаправленных движений, протекающих без участия информации, идущей от восходящих сенсорных путей спинного мозга.

Симптомы мозжечковых патологий

Получая эфферентные проприоцептивные импульсы по передним и задним спинно-мозжечковым путям, будучи связанным афферентными связями с вестибулярными ядрами, оливами (получающими информацию от таламуса и спинного мозга), корой большого мозга (через ядра моста) и эфферентными связями – с экстрапирамидной системой (через его связи с красным ядром, ретикулярной формацией, вестибулярными ядрами, спинным мозгом – через красно-ядерно-вестибуло- и ретикулоспинно-мозговые пути), мозжечок в тесном контакте с экстрапирамидной и пирамидной системами выполняет функцию автоматической координации и синергии движений, участвует в регуляции мышечного тонуса и равновесия тела, имеет отношение к осуществлению произвольных движений, согласованию фазических (быстрых) и тонических (медленных) компонентов двигательного акта.

Ввиду отсутствия перекреста или двукратного перекреста мозжечковых афферентных и эфферентных систем, при поражении мозжечка расстройства его функций возникают на одноимённой половине тела. Мозжечковые расстройства проявляются в виде нарушений координации и синергии движений, равновесия тела и мышечного тонуса.

Мозжечковая атаксия (греч. ἀταξία - беспорядок) – проприоцептивная атаксия, наиболее выраженная из всех видов атаксий (сенситивной, лабиринтной или вестибулярной, функционально-истерической). Атаксические или дискоординаторные расстройства проявляются в нарушении статики и динамики движений. Различают статико-локомоторную и динамическую атаксию.

Статико-локомоторная атаксия проявляется в нарушении стояния и ходьбы. Этот вид атаксии связывают с преимущественным нарушением функции

червя мозжечка, который играет ведущую роль в регуляции мускулатуры туловища и поддержания равновесия тела. Нарушение статической координации мышц тела выявляют при помощи **позы Ромберга**. Больному предлагается встать, плотно сдвинув ступни, слегка поднять голову и вытянуть вперёд руки. При наличии мозжечковых расстройств больной в этой позе оказывается неустойчивым – наблюдается раскачивание туловища больного, усиливающееся, если больной протягивает руки вперёд или закрывает глаза. При этом больной покачивается в сторону патологического очага (в обе - при двустороннем поражении) или обнаруживается тенденция к падению вперёд (при поражениях переднеростральных отделов червя) или назад (при поражении его каудальных отделов). Ходит с широко расставленными ногами, отклоняясь в сторону поражённого полушария, делая размашистые, несоразмерные движения конечностями; особенно затруднены повороты тела (атакическая, пьяная походка).

Для исследования ходьбы больному предлагают пройти (с открытыми, затем с закрытыми глазами) по прямой линии так, чтобы носок стопы одной ноги касался пятки другой ноги или сделать шаговые движения в сторону (фаланговая походка) - сенсублизованная поза Ромберга. Оценка устойчивости та же, что и в обычной позе Ромберга. В норме, когда человек стоит, мышцы его ног напряжены (*реакция опоры*), при угрозе падения в сторону нога его на этой стороне перемещается в том же направлении, а другая нога отрывается от пола (*реакция прыжка*). При поражении мозжечка, главным образом его червя, у больного нарушаются реакции опоры и прыжка.

Нарушение реакции опоры проявляется неустойчивостью больного в положении стоя, особенно если ноги его при этом близко сдвинуты. Нарушение реакции прыжка приводит к тому, что если врач, встав позади больного и подстраховывая его, толкает больного в ту или иную сторону, то последний падает при небольшом толчке (*симптом толкания*). Походка у больного с мозжечковой патологией весьма характерна и носит название «мозжечковой». Больной в связи с неустойчивостью тела идёт неуверенно, широко расставляя ноги, при этом его «бросает» из стороны в сторону, а при поражении полушария мозжечка отклоняется при ходьбе от заданного направления в сторону патологического очага. Особенно отчётлива неустойчивость при поворотах. Во время ходьбы туловище человека избыточно выпрямлено (симптом Тома).

Нарушается сочетание простых движений, последовательная цепь которых образует сложные двигательные акты (**асинергия или диссинергия**). **Асинергии** — выпадение физиологических синергичных (содружественных) движений при сложных двигательных актах. Наиболее распространены следующие пробы на асинергию: больному, стоящему со сдвинутыми ногами, предлагают перегнуться назад. В норме одновременно с запрокидыванием головы ноги синергично сгибаются в коленных суставах, что позволяет сохранить устойчивость тела. При мозжечковой патологии содружественное движение в коленных суставах отсутствует и, запрокидывая голову назад, больной сразу же теряет равновесие и падает в том же направлении. Больному,

стоящему со сдвинутыми ногами, предлагается опереться на ладони врача, который затем неожиданно их убирает. При наличии у больного мозжечковой асинергии он падает вперёд (**симптом Ожеховского**). В норме же происходит лёгкое отклонение корпуса назад или же человек сохраняет неподвижность.

Асинергия мышц верхних конечностей проявляется *симптомом “обратного толчка”* (Стюарта—Холмса): если предложить больному согнуть руку в локтевом суставе, оказывая ему сопротивление, а затем внезапно прекратить его, сгибание руки продолжается, и она может резко ударить больного в грудь, так как в момент прекращения сопротивления не происходит реактивного сокращения мышц-антагонистов, как у здоровых, у которых сгибательное движение при этом прекращается и рука останавливается в положении среднего сгибания. При попытке лежащего на спине (со скрещенными на груди руками) больного встать, у него поднимаются ноги (**проба Бабинского**), причём нога на стороне поражения поднимается выше другой.

Для выявления другой формы мозжечковой атаксии (возникающей при поражении в основном полушарий мозжечка) — *динамической атаксии*, при которой нарушается точность и плавность произвольных движений в гомолатеральных конечностях, пользуются следующими координаторными тестами:

Пальце-носовая проба: при попытке больного указательным пальцем предварительно выпрямленной и отведённой в сторону руки коснуться кончика своего носа отмечается дрожание руки (интенционный тремор) и мимопопадание (промахивание). При этом неважно, выполняется проба с открытыми или закрытыми глазами. Промахивание при выполнении этой пробы с закрытыми глазами характерно для заднестолбовой атаксии.

Коленно-пяточная проба: больной, лежащий на спине с закрытыми глазами, поднимает высоко ногу и пытается пяткой попасть в колено другой ноги. При мозжечковой патологии отмечается промахивание. Если всё-таки пятка достигает колена, то предлагается провести ею, слегка касаясь голени, по гребню большеберцовой кости вниз к голеностопному суставу. При этом в случае мозжечковой патологии пятка всё время соскальзывает то в одну, то в другую сторону.

Проба на диадохокinez: при попытке совершать быстрые синхронные пронации и супинации кистей и предплечий обеих рук (как при вкручивании лампочки) у больных с мозжечковой патологией движения обеих рук оказываются несинхронными: на стороне поражения они замедленные, неловко размашистые.

Проба на соразмерность движений: на стороне поражения мозжечка отмечается избыточная ротация кисти — вызванная дисметрией, при повороте ладонями вниз кистей вытянутых ладонями кверху рук. Дисметрия — неспособность правильно оценивать расстояние и, как следствие, неспособность сразу взять необходимый предмет.

При поражении мозжечковых систем расстраиваются такие сложные двигательные акты, как речь и письмо. Расстройство речи как частное проявление атаксии, возникающее при дискоординации речедвигательной мускулатуры, заключается в том, что речь становится замедленной (**брадилалия**), отрывистой, взрывчатой, скандированной - больной говорит по слогам, путая ударения (ударения расставляются не по смыслу, а через равномерные интервалы). Нарушение письма обнаруживается изменением почерка — он становится крупным (**макрография**), неровным, зигзагоподобным, ломаными линиями.

Пронаторный феномен – больному предлагается удерживать вытянутые вперед руки ладонями вверх. При этом на стороне пораженного полушария мозжечка происходит спонтанная пронация (поворот ладони внутрь и книзу).

Феномен Дойникова (изменение постуральных рефлексов) – сидящему больному предлагается кисти с разведёнными пальцами положить на свои бёдра вверх ладонями и закрыть глаза. В случае мозжечковой патологии на стороне патологического очага отмечается спонтанное сгибание пальцев и пронация кисти.

Симптом Гоффа-Шильдера – если больной держит руки вытянутыми вперед, то на стороне патологического очага рука отводится кнаружи.

Проба Шильдера – больному предлагают вытянуть руки вперед, закрыть глаза, поднять одну руку кверху и опустить её до уровня другой руки, а затем сделать наоборот. При поражении мозжечка больной опустит руку ниже вытянутой.

Мозжечковая патология, как правило, сопровождается изменением мышечного тонуса (**мышечная дистония**) обычно в сторону его снижения - гипотонии вплоть до полной атонии. Особенно снижается тонус мышц (диффузной гипотонии мышц) при поражении **червя мозжечка**. Объём пассивных движений в суставах при этом превышает физиологические пределы, сухожильные рефлексy снижаются, мышцы на ощупь становятся дряблыми. При поражении полушария мозжечка снижение мышечного тонуса отмечается на стороне патологического очага.

Значение мозжечка в процессах, не связанных с двигательной системой

Роль мозжечка в функциях мозга простирается дальше участия этой структуры в регуляции равновесия и контроля положения тела. Экспериментальные исследования функций мозжечка показали, что этот отдел головного мозга включён в систему контроля висцеральных функций. Рядом исследователей было установлено, что раздражение мозжечка вызывает целый ряд вегетативных рефлексов, таких например, как расширение зрачков, повышение артериального давления и т.д. Удалению мозжечка сопутствуют нарушения сердечно-сосудистой деятельности, дыхания, моторики и секреторной функции желудочно-кишечного тракта. Электрофизиологическими методами в мозжечке обнаружены висцеральные проекции внутренних органов.

Все эти экспериментальные факты позволяют считать мозжечок млекопитающих не только регулятором моторной деятельности, но и адаптационно-трофическим органом, который определяет возбудимость вегетативных и соматических центров. Однако до сих пор остаётся не ясным вопрос о том, какое место занимает мозжечок в иерархии структур, регулирующих висцеральные функции. По всей вероятности, модулирующее влияние мозжечка может быть опосредовано связями с ретикулярной формацией ствола и гипоталамусом, который является главным подкорковым центром висцеральных функций.

Одним из наиболее важных открытий в рамках анатомических, физиологических, нейровизуализационных и клинических исследований стало выявление роли мозжечка в реализации когнитивных функций. На основе клинико-инструментального анализа случаев поражения мозжечка разного генеза (дегенеративные заболевания, опухоли, гипоплазии, инфаркты), было показано, что патология мозжечка приводит к нарушениям контроля планирования, абстрактного мышления, рабочей памяти; к нарушениям пространственной деятельности и речи, а также к изменениям психологических черт личности. В качестве патофизиологической основы когнитивных нарушений рассматривается вторичная дисфункция отделов коры больших полушарий мозга, участвующих в сложных формах психической деятельности, из-за разрыва обширных связей мозжечка с ассоциативными областями коры полушарий мозга и лимбико-ретикулярным комплексом.

Предположение о том, что мозжечок может быть связан с регуляцией и проявлением эмоций, было выдвинуто ещё более полувек назад. В одном из первых опубликованных исследований испытуемые в условиях электрической стимуляции **зубчатых ядер** и верхних ножек мозжечка, сообщали о возникновении тревоги и субъективных неприятных переживаний при этом. В дальнейшем при исследованиях, проводимых на животных при электростимуляции **ядер шатра**, регистрировалась последующая электрическая активность нейронов гиппокампа, амигдалы и перегородки – структур лимбической системы. Было показано, что электрическая активность нейронов указанных структур, вызванная электрической стимуляцией ядер мозжечка, коррелировали с проявлением гнева и возбуждения. Исходя из этого, было сделано предположение, что наряду с такими функциональными нейрональными петлями, как кора – базальные ядра, параллельно функционируют кортико-мозжечковые контуры, которые определяют манеру поведения («behavioural output»). Так же Heath с соавторами было показано, что хроническая стимуляция червя с использованием имплантированных субдуральных электродов, нормализовала поведение эмоционально неустойчивых пациентов. Schmahmann и Sherman первыми описали клиническое состояние, названное ими мозжечковым **когнитивно-аффективным синдромом (cerebellar cognitive-affective syndrome CCAS)**, характеризующимся поведенческим растормаживанием и эмоциональной неустойчивостью с выраженным проявлением тревожности, агрессивности, по причине повреждения ряда

структур мозжечка. Подобные нарушения эмоционального проявления и поведения были обнаружены у детей с серьёзными повреждениями червя мозжечка. В свою очередь у людей, страдающих эмоциональной неустойчивостью, пониженным вниманием или гиперактивностью, биполярным психозом, шизофренией или депрессией, были обнаружены в разной степени поражения структур мозжечка. Факт того, что мозжечок взаимосвязан с большим числом структур лимбической системы включая амигдалу, гиппокамп и оgradu, а также с корой больших полушарий, включая её префронтальные области, является важным нейроанатомическим аргументом в пользу вовлечённости мозжечка в процессы регуляции и проявления эмоциональных состояний человека. Дальнейшие исследования показали, что повреждение правого полушария мозжечка в большинстве случаев влечёт к нарушениям речи, тогда как повреждение левого полушария приводит к нарушению визуального пространственного восприятия. Аффективный компонент CCAS зачастую характеризуется летаргией, депрессией и равнодушием к происходящему вокруг больного. Точно такие же симптомы часто наблюдаются у людей с приобретёнными патологиями мозжечка, а также с врождёнными нарушениями его функций и после операционного вмешательства с сопутствующим удалением различных отделов мозжечка.

Нередко у детей с нарушением психоречевого развития, обнаруживаются изменения строения мозжечка врождённого или приобретённого характера. Весьма распространена точка зрения, что это случайные находки и мозжечок, представляющий 11% от массы всего мозга и обладающий довольно сложной анатомической организацией, никак не влияет на поведение человека и не связан с его нарушениями, в частности при раннем детском аутизме. Разработка методов нейровизуализации и включение их в алгоритм обследования детей с аутизмом, позволили выявить аномалии мозжечка и связанных с ним областей мозга. Это оказалось неожиданностью, поскольку исследователи традиционно искали патологию в других областях мозга, например в базальных ганглиях. Как было показано, чаще всего при аутизме обнаруживаются повреждения VI и VII долек червя – наиболее древних образований мозжечка млекопитающих. Эти дольки червя мозжечка участвуют в таких поведенческих актах, отличающих млекопитающих от рептилий, как нежная материнская забота, слухоречевые коммуникации и игра. У детей с аутизмом нарушены именно эти формы поведения.

С мозжечком связывают две основные психические функции: фонологическую краткосрочную память (запоминание слов, понимание предложений, словообразование), запоминание вербальной информации на небольшой промежуток времени, ассоциированную со слуховыми стимулами, и речевую функцию. Оказалось, что у детей, начинавших ходить, у которых позже проявились черты раннего детского аутизма, уже в раннем возрасте нарушена координация и интеграция движений при сложных двигательных актах. Знаменитые вычурные движения и позы у детей с аутизмом – не что иное как активность, сохранившаяся с ранних этапов. Например, дистоническая поза

одной руки при ходьбе у ребёнка с аутизмом нормальна для ребёнка, только начинающего ходить. На довербальном уровне в диаде мать - дитя в норме, бросается в глаза абсолютная синхронность и симметрия движений и звуков речи (зеркальность), которая при аутизме полностью искажена. Фундаментальна роль зеркальных движений у общающихся людей, и нарушение зеркальности вызывает чувство дискомфорта, когда партнер не взаимодействует, не отражая движений говорящего с ним человека в одном с ним ритме. И наоборот, попадание в один ритм движений создаёт состояние комфорта и раскрепощенности при диалоге. Считается, что мозжечок безусловно формирует этот ритм координацией простых движений в более сложные, с учетом постоянно поступающей афферентной информации.

Существует много свидетельств нарушения речи, особенно экспрессивной, при поражениях мозжечка. Отмечено, что при поражении его правого полушария человек не может подобрать нужного глагола к существительному, нарушается конструкция предложения, страдает грамматика. Поражение мозжечка в целом приводит к неправильному пониманию обращенной речи. По причине указанных нарушений у человека развиваются **атактическая дизартрия** (нечёткая, монотонная, медленная речь).

В последнее время появилось много сообщений о единстве экспрессируемых во внутриутробном периоде генов эмбриогенеза в *клетках Пуркинье* мозжечка, аммоновом роге гиппокампа и парагиппокампальной коре. Изменения мозга при синдроме Дауна (аномалия размера нейронов и нейрональной дифференцировки) связаны с дефектом генов, представленных в предшественниках гиппокампа, мозжечка, пери- и энторинальной коры. Нарушение экспрессии этих генов в процессе нейроонтогенеза коррелирует с затруднением двигательного научения и выбора альтернативных двигательных программ поведения в постнатальном периоде. Биологические эксперименты доказывают роль мозжечка в формировании памяти при научении. Речевые нарушения в виде **мозжечкового мутизма** отмечают D. Vandeinse и J. Hornyak. **Мозжечковый мутизм** – это период транзиторного отсутствия речи после хирургических вмешательств в области задней черепной ямки. Раньше это объясняли атаксией языка и нарушением произношения. Однако наличие не только лингвистического, но и когнитивного дефицита при нормальном речепроизношении предполагает, что мозжечок образует единую нейрональную сеть с префронтальной системой. При проведении позитронно-эмиссионной томографии во время чтения и письма у детей с **дислексией** (избирательным нарушением способности к овладению навыком чтения и письма при сохранении общей способности к обучению), обнаружены изменения в нижней теменной дольке, нижней лобной извилине и мозжечке. При МРТ в случае раннего детского аутизма выявляется гипоплазия VI-VII долек червя мозжечка.

Литература

1. Dennis J. L. G. Schutter & Jack van Honk The Cerebellum in Emotion Regulation: A Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation Study // *Cerebellum*, 2009, 8, p. 28–34
2. Dunin-Barkowski W.L., Analysis of Output of All Purkinje Cells Controlled by one Climbing Fiber // *Cell, Neurocomputing*, 2002, p. 44-46, p. 391-400.
3. Eckert M. Neuroanatomical markers for dyslexia: a review of dyslexia structural imaging studies // *Neuroscientist*, 2004, 10, 4, p. 362-371.
4. Frampton I., Rubia K., Chitnis X. et al. Heterozygous PAX6 mutation, adult brain structure and fronto-striato-thalamic function in a human family // *Eur J Neurosci*, 2004, 19, 6, p. 1505-1512.
5. Ito M., Cerebellar Long-Term Depression: Characterization, Signal Transformation, and Functional Roles // *Physiol. Reviews*, 2001, 81, p. 1143-1195.
6. Konarski JZ, McIntyre RS, Grupp LA, Kennedy SH Is the cerebellum relevant in the circuitry of neuropsychiatric disorders? // *J Psychiatry Neurosci*, 2005, 30, p. 178–186.
7. Lopes C., Chettouh Z., Delabar J.M., Rachidi M. The differentially expressed C21 or f5 gene in the medial temporal-lobe system could play a role in mental retardation in Down syndrome and transgenic mice // *Biochem Biophys Res Commun*, 2003, 305, 4, p. 915-924.
8. Manto MU On the cerebello-cerebral interactions // *Cerebellum*, 2006, 5, p. 286–288.
9. Martin L.A., Escher T., Goldowitz D., Mittleman G. A relationship between cerebellar Purkinje cells and spatial working memory demonstrated in a *lurcher*/chimera mouse model system // *Gen Brain Behav*, 2004, 3, 3, p. 158-166.
10. Martinez de Lagran M., Altafaj X., Gallego X. et al. Motor phenotypic alterations in *TgDyrk1a* transgenic mice implicate *DYRK1A* in Down syndrome motor dysfunction // *Neurobiol Dis* 2004, 15, 1, p. 132-142.
11. Schmahmann, J.D., Weilburg, J.B., et al., The neuropsychiatry of the cerebellum-insights from the clinic // *Cerebellum*, 6 (3), 2007, p. 254–267.
12. Scott, R.B., Stoodley, C.J., et al., Lateralized cognitive deficits in children following cerebellar lesions // *Dev. Med. Child. Neurol*, 2001, 43, p. 685–691.
13. Schutter DJLG, van Honk J An electrophysiological link between the cerebellum, cognition and emotion: Frontal theta EEG activity to single pulse cerebellar TMS // *Neuroimage*, 2006, 33, p. 1227–1231.
14. Tavano, A., Grasso, R., et al., Disorders of cognitive and affective development in cerebellar malformations // *Brain* 130 (Pt 10), 2007, p. 2646–2660.
15. Pierce K., Courchesne E. Evidence for a cerebellar role in reduced exploration and stereotyped behavior in autism // *Biol Psychiat* 2001, 49, 8, p. 655-664.
16. Prats-Vinas J.M. Does the cerebellum play a part in cognitive processes? // *Rev Neurol* 2000, 31, 4, p. 357-359.
17. Salloway S., Malloy P., Cummings J.L. The neuropsychiatry of limbic and subcortical disorders (eds.) // Washington: American Psychiatric Press. DC. London 1997, 3-18, p. 133-143.

18. Silveri M.C., Misciagna S. Language, memory, and the cerebellum // *J Neurolinguistics* 2000, 13, p. 129-143.