

ОРГАНИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ И РАЗВИТИЕ МОТОРНОЙ КОРЫ



Брыксина Зинаида Глебовна — кандидат биологических наук, профессор кафедры анатомии и физиологии человека и животных Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета; ул. М. Пироговская, 1/1, Москва, Россия, 119991; e-mail zg-briksina@mail.ru



Ковалёв Виктор Вячеславович — кандидат психологических наук, доцент кафедры акмеологии и психологии профессиональной деятельности Института общественных наук Российской академии народного хозяйства и государственной службы при Президенте РФ; пр. Вернадского, 84, Москва, Россия, 119606, e-mail kovalev_v@bk.ru

РЕЗЮМЕ

В статье приводятся данные нейронаук по исследованию ряда морфометрических показателей, характеризующих развитие моторной коры в филогенезе. Рассматривается связь между развитием первичного моторного поля и формированием сложных поведенческих актов, включающих моторный компонент. Проводится параллель между развитием моторной коры в филогенезе и онтогенезе. Основной целью работы явилось изучение характера изменений специализированных типов нейронов двигательной коры — гигантских пирамид, и нейронального комплекса эфферентных слоёв первичной двигательной коры как морфологического субстрата регуляции моторной функции и сознательной психической деятельности, осуществляемой в ходе поведенческих актов. Проводили морфометрическое исследование с применением стереологического метода. Окраску препаратов мозга производили крезильным фиолетовым по методу Ниссля. В результате эмпирического исследования было показано, что уменьшение плотности расположения и увеличение объёма гигантских пирамид Беца в филогенезе способствует усилению их функциональных возможностей в направлении синтеза разномодальной афферентной информации, а увеличение площади дендритных полей данных нейронов, связанное с уменьшением объёмной фракции и плотности расположения нейронов, создаёт большие возможности для реализации программ двигательного контроля. Необходимо подчеркнуть существенную практическую значимость данных исследований для психологии и акмеологии,

поскольку в современных условиях технического прогресса намечается существенный моторный дефицит в различных видах деятельности, особенно учебной.

Ключевые слова: первичная двигательная кора, гигантские пирамиды Беца, онтогенез, онто- филогенез, моторная деятельность, продуктивное развитие моторной деятельности.

ВВЕДЕНИЕ

Интеграция наук является необходимым условием прогрессивной научной деятельности в наши дни. Психология и акмеология как научные направления тесно взаимосвязаны с естественными науками; в журнале «Акмеология» опубликован целый ряд статей, где просматривается такая взаимосвязь [1–3]. Данная статья представляет собой взгляд нейроморфолога и нейрофизиолога на психологические проблемы через призму структурно-функциональных исследований коры головного мозга. Известно, что любой поведенческий акт включает в себя моторный компонент. Все совершаемые нами движения можно разделить на: произвольные — связанные со структурной организацией моторных корковых территорий и формируемого ими пирамидного пути; произвольные — в управлении которыми принимают участие как моторная кора, так и подкорковые структуры экстрапирамидной системы, а также автоматизированные движения, материальной основой которых является двигательная кора.

Конструкция головного мозга как органа рефлекторного отражения окружающей среды является объектом изучения как нейронаук, так и психологии. Высшим проявлением рефлекторной деятельности мозга является функция управления, служащая ре-

зультатом аналитико-синтетической деятельности центральных отделов анализаторов. Произвольное управление охватывает разнообразные формы поведения животных и человека, включая специфическую, человеческую сознательную деятельность, опосредованную речью [4]. Центральный аппарат функции управления расположен в наиболее высоко дифференцированном и интенсивно развивающемся в эволюции отделе ЦНС — лобной коре головного мозга.

Корковые поля лобной доли дифференцируются как основной корковый механизм для производства произвольных тонко дифференцированных отдельных и сложно синтезированных движений. Двигательная кора (собственно моторная и премоторная) и корковые поля лобного полюса формируют структурно-функциональный блок программирования, регуляции и контроля сложных форм поведения и высших психических функций — волевой целенаправленной деятельности [5].

В связи с нарастающей сложностью межнейронных взаимодействий в первичной двигательной коре происходят существенные преобразования как в системе межнейронных связей, так и в структуре нейрона. Возникая и структурно закрепляясь в местах взаимодействия различных по происхождению и назначению нервных импульсов, нейрон на клеточном уровне осуществляет анализ, синтез и отбор информации, а также её конвергенции и дивергенции [6]. Последнее достаточно чётко продемонстрировал Ч. Шеррингтон на двигательных нейронах спинного мозга. В процессе эволюции в первичной двигательной коре (поле 4), формируются специализированные пирамидные нейроны — гигантские пирамиды Беца, аксоны которых формируют проводящие пути пирамидной системы, реализующие программы двигательного контроля. Предполагают также наличие функциональной связи этих нейронов с регуляцией мышечного тонуса антигравитационных мышц [9]. Однако от самого начала описание гигантских пирамид до современных научных исследований [10] их функция остаётся слабоизученной. Поэтому двигательная кора, являющаяся исполнительным аппаратом мозговой деятельности [8], обеспечивая организацию сознательной психической деятельности, вызывает большой интерес в сфере нейронаук, психологии и акмеологии.

Цель работы: изучить характер изменений специализированных типов нейронов — гигантских пирамид, и нейрональный комплекс эфферентных слоёв первичной двигательной коры как морфологического субстрата регуляции двигательной функции и сознательной психической деятельности.

МЕТОДИКА И ВЫБОРКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужил головной мозг зелёных мартышек, шимпанзе, человека. Мозг низших узконосых приматов — зелёных мартышек — брался у абсолютно здоровых особей, подвергшихся прижизненной декапитации. Мозг человека и высших антропоморфных приматов — шимпан-

зе — брался лишь в том случае, если причиной смерти были заболевания, не связанные с поражением ЦНС. Исследование проводилось в поле 4 (подполе 4а) левого полушария — зоне проекций нижней конечности. Исследование выполнено на серии фронтальных срезов толщиной 20 мкм, окрашенных крезильным фиолетовым по методу Ниссля. Морфометрические показатели изучались в 10 полях зрения, на 10 срезах. Исследовались слои и подслои нижнего этажа коры: V, VI + VII. Идентификация пирамид Беца осуществлялась по следующим критериям:

- самые крупные клетки слоя V, имеют хорошо выраженное ядро, ядрышко и грубую ЭПС;
- в цитоплазме присутствуют включения липофусцина;
- располагаются по 1–2 клетки между системами радиарных волокон.

В отличие от других пирамидных клеток (не пирамиды Беца), которые имеют одиночный верхушечный дендрит и дендритные разветвления, выходящие из базальных углов сомы нейрона, клетки Беца обладают большим числом проксимальных (первичных) дендритных стволов, отходящих от сомы асимметрично в любой точке её поверхности. При определении объёмной фракции клеточных элементов нервной ткани использовался стереологический метод. Под объёмной фракцией клеточного элемента понимается суммарный объём, занимаемый данным элементом в единице объёма ткани. Измерения проводились на микроскопе Leica DMR (Leica GmbH Germany), ок. 10, об. 40.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеризуя объёмную фракцию ($V_v\%$) и объём (V) гигантских пирамидных нейронов в слое V, отмечаем увеличение этих количественных параметров от низших приматов к человеку.

Так, объёмная фракция гигантских пирамид в подслоях слоя V составляет: низшая узконосая обезьяна (зелёная мартышка) $V^2-1,92\pm 0,1$; $V^3-0,73\pm 0,1$; человек $V^2-2,69\pm 0,1$; $V^3-0,64\pm 0,2$.

Объёмы гигантских пирамид составляют: зелёная мартышка — 10680 ± 1131 мкм³; шимпанзе — 19300 ± 2044 мкм³; человек — 35370 ± 2135 мкм³.

Анализ плотности расположения гигантских пирамид показывает уменьшение их количества в $0,001$ мм³ от низших приматов к высшим. Так, у низших узконосых обезьян эта плотность составляет $V^2-22,5\pm 2,3$; $V^3-3,5\pm 0,9$; у человека $V^2-7,6\pm 0,6$; $V^3-1,8\pm 0,7$.

Полученные количественные данные показывают, что в процессе эволюции происходит увеличение объёма гигантского пирамидного нейрона при уменьшении их количества в единице объёма нервной ткани. Сопоставляя наши данные с многочисленными данными других исследований, показавших наличие тесной корреляции между объёмом тела пирамидного нейрона, его рецептивными поверхностями и длиной аксона [6; 7], можно рассматривать гигантский пирамидный нейрон с большой площадью дендрит-

ного поля в качестве реципиента приходящей в кору разномодальной афферентации. Формируясь на путях стечения разномодальной информации, они представляют собой аппарат конвергенции информационных потоков, а хорошо развитый синтетический аппарат этих нейронов определяет их высокий метаболизм и позволяет поддерживать морфофункциональную организацию аксона.

Анализ объёмной фракции и плотности расположения нейронов нижнего этажа коры (не пирамиды Беца) показывает существенные уменьшения этих величин от низших приматов к человеку. Так, у низшей узконосой обезьяны объёмная фракция составляет $1,63 \pm 0,04$; а плотность расположения нейронов равна $208,5 \pm 11,2$; у человека объёмная фракция составляет $1,44 \pm 0,05$; а плотность расположения нейронов равна $110,7 \pm 4,5$.

Уменьшение в филогенезе от низших узконосых приматов к человеку значений объёмной фракции и плотности расположения нейронов в слоях нижнего этажа коры показывает её значительное разряжение, связанное с развитием дендритных полей корковых нейронов.

Происходящие в процессе эволюции усложнения поведенческих актов, сопровождаемых сложными движениями, требуют значительного увеличения нейронных структур, управляющих движением, создавая морфофункциональный аппарат, посредством которого и реализуются программы двигательного контроля. Морфофункциональными исследованиями последних лет [10] показано, что клетки Беца вызывают быстрое высвобождение антигавитационного тонуса разгибателей и сгибателей в отдельных мышечных группах нижних конечностей до начала моторной команды. Таким образом, пирамиды Беца являются пусковым аппаратом, толстые аксоны которых идут в составе корково-спинномозгового пути, увеличивая скорость проведения нервного импульса, и поддерживают мышечный тонус до осуществления конкретной двигательной программы.

В структуре поведенческого акта значительная роль отводится стадиям эфферентного синтеза и выполнения программы поведения. Эти процессы носят осознанный целенаправленный характер, первостепенная роль в них принадлежит двигательной коре. Следовательно, специфика процессов, развивающихся в двигательной коре, во многом определяет целенаправленный характер будущего поведенческого акта. Двигательная кора определяет точность, многообразие и осознанность движений выступая тем самым в качестве основы эфферентной организации произвольных движений. Начало прогрессивного развития моторной коры в антропогенезе связано с бипедией. Двигательная кора выделилась из состава соматосенсорной коры. В соответствии с биогенетическим законом, онтогенез есть краткое повторение филогенеза, следовательно, филогенетические исследования двигательной коры позволяют нам делать выводы о специфике развития моторной деятельности в онто- филогенезе. Произвольная моторная деятельность имеет ряд специфических особенностей, и технический прогресс не во всех случаях

способствует прогрессивному развитию двигательной деятельности. Зачастую, напротив, делает её менее разнообразной. Отсюда появляется возможность ограниченного поступления афферентной информации в сенсорную кору. Такой дефицит сенсорного притока ограничивает развитие двигательной коры, что наиболее опасно для развивающегося мозга ребёнка.

ВЫВОДЫ

Прогрессивное развитие первичной двигательной коры в филогенезе, связанное с уменьшением плотности расположения и увеличением объёма гигантских пирамид Беца, усиливает их функциональные возможности в направлении синтеза разномодальной афферентной информации. Увеличение площади дендритных полей данных нейронов в результате уменьшения величин объёмной фракции и плотности расположения нейронов в слоях нижнего этажа коры создают большие возможности для реализации программ двигательного контроля. Выявленные в результате исследования прогрессивные филогенетические изменения двигательной коры позволяют судить о специфике развития двигательной коры в онтогенезе, а также о её роли в формировании целенаправленных поведенческих актов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования развития двигательной коры в морфофункциональном аспекте представляют существенный интерес для практической деятельности в области психологии и акмеологии, поскольку произвольная моторная деятельность, осуществляемая в ходе поведенческих актов, присутствует во всех видах деятельности человека, в том числе и учебной. При подготовке дошкольников и детей младшего школьного возраста в настоящее время не уделяется должного внимания моторной деятельности, а ведь без её максимального встраивания в учебную деятельность невозможно продуктивное развитие осознанного поведения и интегративных психических процессов.

ССЫЛКИ

- [1]. Гагарин А.В. Экология человека для психолога: перспективные прикладные направления // Акмеология. 2015. № 3. — С. 192.
- [2]. Орлова О.В. Расстройства пищевого поведения как интегративная научная проблема // Акмеология. 2015. № 3. — С. 214.
- [3]. Гагарин А.В., Новиков С.О. Эффекты межвидового взаимодействия в группе «человек — домашнее животное»: этологические и психологические аспекты // Акмеология. 2016. № 1. — С. 176–183.
- [4]. Павлов И.П. Полное собрание трудов. — М.; Л., 1949. — Т. IV. — С. 150–158.
- [5]. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. — М.: Изд-во «Академия», 2002. — С. 88–162.
- [6]. Поляков Г.И. О принципах нейронной организации мозга. — М.: Изд-во МГУ, 1965. — С. 45–56.

[7]. *Bonin G.* The frontal lobe of primates // Res. publ. assoc. nerv. — Ment, 1948. — Vol. 91.

[8]. *Кукеев Л.А.* Структура двигательного анализатора. — Л.: Изд-во «Медицина», 1958. — С. 124–150.

[9]. *Claire-Bénédicte Rivara, Chet C. Sherwood, Constantin Bouras, Patrick R. Hof* Stereologic characterization and spatial distribution patterns of Betz cells in the human primary motor cortex *Anat Rec Part A 270A*: pp.137–151, 2003. DOI 10.1002/ar.a.10015.

[10]. *Chet C. Sherwood, Paula W.H. Lee, Claire-Bénédicte Rivara, Ralph L. Holloway, Emmanuel P. Gilissen, Robert M.T. Simmons, Atiya Hakeem, John M. Allman, Joseph M. Erwin, Patrick R. Hof* Evolution of Specialized Pyramidal Neurons in Primate Visual and Motor Cortex *Brain Behav Evol* 2003;61: pp. 28–44 DOI: 10.1159/000068879.

ORGANIZATION OF BEHAVIOUR AND DEVELOPMENT OF MOTOR CORTEX

Zinaida G. Bryksina, Candidate of Biological Sciences, Professor, Department of Anatomy and Physiology of Humans and Animals at Institute of Biology and Chemistry of Moscow State Pedagogical University; 1/1 ul. M. Pirogovskaya, Moscow, Russia, 119991, e-mail zg-briksina@mail.ru

Victor V. Kovalev, Candidate of Psychological Sciences, Associate Professor, Department of Acmeology and Professional Psychology at Institute of Social Science of the Russian Presidential Academy of National Economy and the Public Administration (RANEPА); 84 pr. Vernadskogo, Moscow, 119606 Russia; e-mail kovalev_v@bk.ru

ABSTRACT

The article presents neuroscientific data concerning the research of a number of morphometric indexes characterizing development of motor cortex in phylogeny. The communication between development of primary motor field and formation of the composite behavioral acts including a motor component is considered. A parallel between development of motor cortex in phylogenesis and ontogenesis is shown. The main objective of work was to study the nature of changes of specialized types of neurons of motor cortex, huge pyramids and neuron complex of efferent layers of primary motor cortex as a morphological substratum of the regulation of motor function and conscious mental activity which is carried out during behavioral acts. Morphometric research with application of a stereological method was conducted. Coloring of brain preparation was made with the use of cresylic violet by Nissl's method. As a result of the empirical research it was shown that with decrease of density of arrangement and increase in volume of gi-

ant pyramids of Betz in phylogenesis, strengthening of their functionality is promoted in the direction of synthesis of different modal afferent information, and increase in the area of dendritic fields of these neurons related to decrease of volume fraction and density of arrangement of sizes of neurons create great opportunities for implementation of motive monitoring programs. It is necessary to emphasize the essential practical significance of these researches for psychology and acmeology as in modern conditions of technical progress essential motor deficiency in different types of activities, especially educational one, is seen.

Key words: primary motor cortex, giant pyramids of Betz, ontogenesis, onto-phylogeny, motor activity, productive development of motor activity.

REFERENCES

[1]. *Gagarin A.V.* Ekologia cheloveka dlya psihologa: perspektivnye prikladnye napravleniya [Human ecology for the psychologist: promising application areas]// *Akmeologia [Acmeology]*, № 3, 2015, S. 192.

[2]. *Orlova O.V.* Rastroystva pishchevogo povedeniya kak integrativnaya nauchnaya problema [Food behavior' disorders as a integrative scientific problem]// *Akmeologia [Acmeology]*, № 3, 2015, S. 214.

[3]. *Gagarin A.V., Novikov S.O.* Effekty mezhhvidovogo vzaimodeystviya v gruppe «chelovek – domashnee zivotnoe»: etologicheskie i psihologicheskie aspekty [Effects of the interspecific interactions in the group «Human-Pet»: in aspects of behaviorism and psychology] // *Akmeologia [Acmeology]* № 1, 2016, S. 176–183.

[4]. *Pavlov I.P.* Polnoe sobranie trudov [The complete collection of works] — M.: L., 1949. — V. IV, S. 550.

[5]. *Luriya A.R.* Osnovy neyropsihologii [Neuropsychology bases] — M.: «Akademia». — 2002, S. 450

[6]. *Polyakov G.I.* O principah neyronnoy organizatsii mozga [About the principles of the neuronal organization of a brain] — M., «MGU», 1965, S.45–56.

[7]. *Bonin G.* The frontal lobe of primates// Res. publ. assoc. nerv. Ment, 1948. — v. 91

[8]. *Kukuev L.A.* Структура двигательного анализатора. Л., «Медицина». 1958 S.124–150.

[9]. *Claire-Bénédicte Rivara, Chet C. Sherwood, Constantin Bouras, Patrick R. Hof* Stereologic characterization and spatial distribution patterns of Betz cells in the human primary motor cortex *Anat Rec Part A 270A*: pp. 137–151, 2003. DOI 10.1002/ar.a.10015

[10]. *Chet C. Sherwood, Paula W.H. Lee, Claire-Bénédicte Rivara, Ralph L. Holloway, Emmanuel P. Gilissen, Robert M.T. Simmons, Atiya Hakeem, John M. Allman, Joseph M. Erwin, Patrick R. Hof* Evolution of Specialized Pyramidal Neurons in Primate Visual and Motor Cortex *Brain Behav Evol* 2003;61: pp. 28–44 DOI: 10.1159/000068879