

La locomozione Cap 37

Argomenti

- Per camminare occorre eseguire una complessa sequenza di contrazioni muscolari
- Nei mammiferi lo schema motorio del cammino viene generato a livello spinale
- Gli schemi del cammino vengono regolati da segnali afferenti provenienti dagli arti in movimento
- Per iniziare il cammino e per controllarne l'adattamento alle condizioni ambientali sono necessari segnali ritrasmessi dalle vie ascendenti
- Anche nel cammino dell'uomo potrebbero essere implicati generatori spinali di schemi motori

Locomozione

- Diversi tipi di locomozione ma tutti con la stessa caratteristica di ritmicità alternando parte dx e sx del corpo
- Azioni stereotipate con moduli di azioni ripetute
- Per questo possibilità di un controllo automatico di livelli bassi del SNC dove non è necessario un intervento centrale

- Ostacoli e ambiente irregolare necessitano di aggiustamenti e quindi controlli superiori
- Domande principali:
 1. In che modo gli schemi ritmici locomotori vengono generati?
 2. Come le informazioni sensoriali modificano i movimenti locomotori rispetto ad eventi attesi e non attesi?

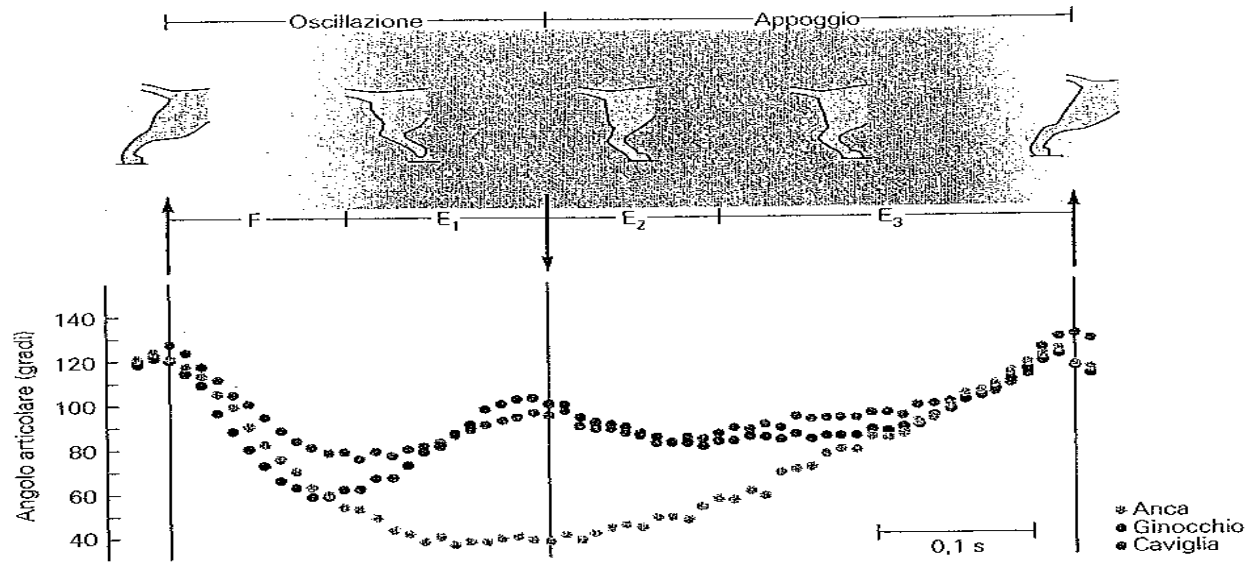
Dalla ricerca su preparati spinali

- Per generare gli schemi motori di base del cammino non sono necessarie formazioni sovraspinali
- La ritmicità di base del cammino è prodotta da circuiti neurali situati interamente all'interno del midollo spinale
 - Ma:
- I circuiti della locomozione possono essere attivati da segnali tonici discendenti provenienti da livelli + craniali del SNC
- Le reti neuronali spinali che generano gli schemi motori ritmici, pur non richiedendo per la loro attivazione l'arrivo di segnali sensitivi, vengono efficacemente regolate da segnali provenienti dai propriocettori degli arti

Per camminare occorre eseguire una complessa sequenza di contrazioni muscolari

- Le 4 fasi del passo (Fig. 37.2)
- A livello muscolare le diverse contrazioni in sinergia formano quello che viene chiamato
– SCHEMA MOTORIO DEL CAMMINO

A Le quattro fasi del ciclo del passo



B Attività dei muscoli dell'arto posteriore durante il ciclo del passo

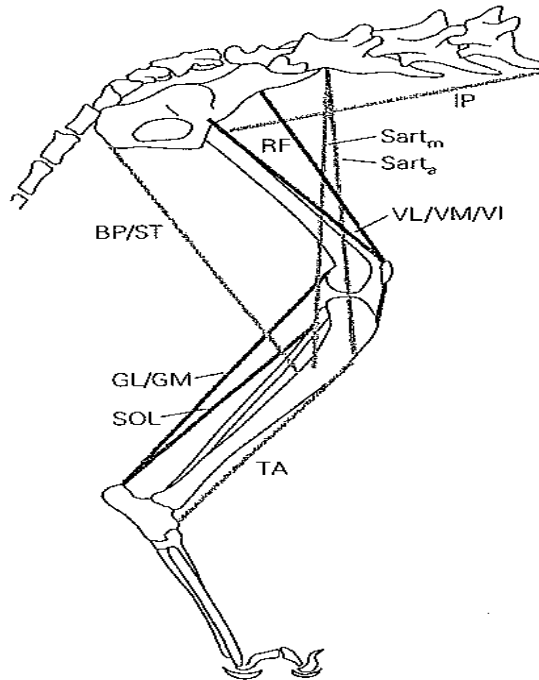
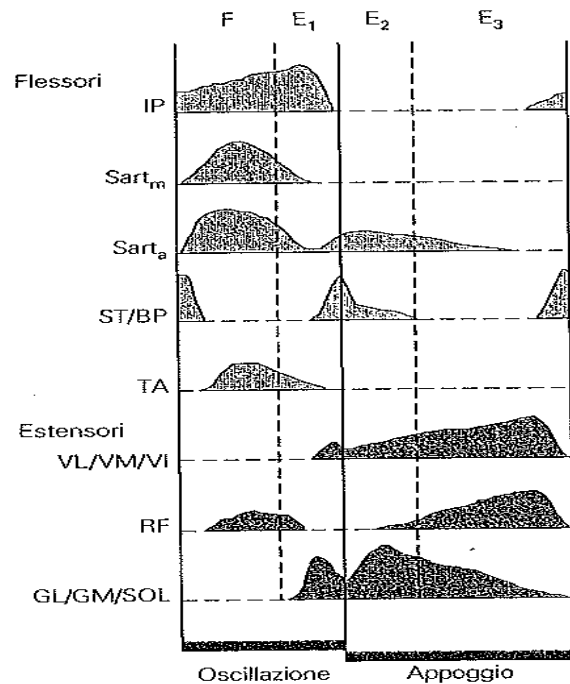


Figura 37.2 Il cammino viene prodotto da complessi schemi di contrazione dei muscoli delle gambe. A. Il ciclo del passo viene suddiviso in quattro fasi: la flessione (F) e la prima estensione (E₁) si svolgono durante la fase di oscillazione, la seconda estensione (E₂) e la terza estensione (E₃) durante la fase di appoggio. La seconda estensione è caratterizzata dalla flessione del ginocchio e della caviglia ed è provocata dal peso dell'animale. In questa fase i muscoli estensori del ginocchio e della caviglia si allungano mentre si contraggono. (Modificata, da Engberg e Lundberg, 1969.) B. Tipi di attività elettrica di alcuni muscoli flessori ed estensori dell'arto posteriore del Gatto durante il ciclo del passo. Anche se generalmente l'attività dei muscoli flessori ed estensori compare rispettivamente durante le fasi di oscillazione e di appoggio, lo schema complessivo dell'attività dei muscoli dell'arto posteriore è complesso sia per quanto riguarda le caratteristiche temporali che l'ampiezza delle contrazioni muscolari. La posizione dei muscoli è illustrata nello schema di destra.

IP = ileo-psoas; GL e GM = gastrocnemio laterale e mediale; BP = bicipite posteriore; RF = retto del femore; Sart_m e Sart_a = sartorio mediale e anteriore; SOL = soleo; ST = semitemdinoso; TA = tibiale anteriore; VL, VM e VI = vasto laterale, mediale e intermedio.

Nei mammiferi lo schema motorio del cammino viene generato a livello spinale

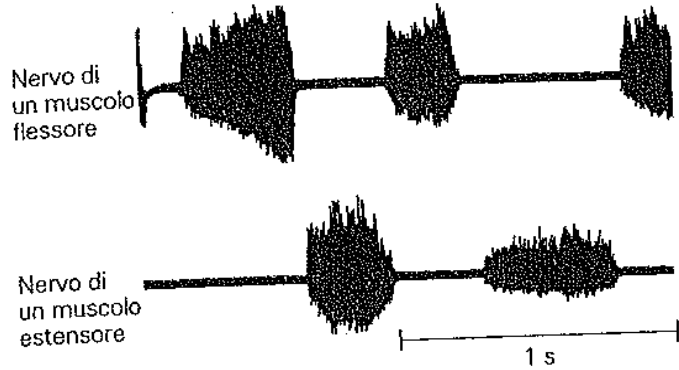
- In animali spinalizzati la capacità di locomozione viene mantenuta
- Questo indica che l'intero pattern motorio risiede a livello spinale
- In questi animali in tracciato EMG rimane essenzialmente invariato
- I riflessi intatti

Reti neuronali del midollo spinale generano attività ritmiche alternate nei muscoli flessori ed estensori

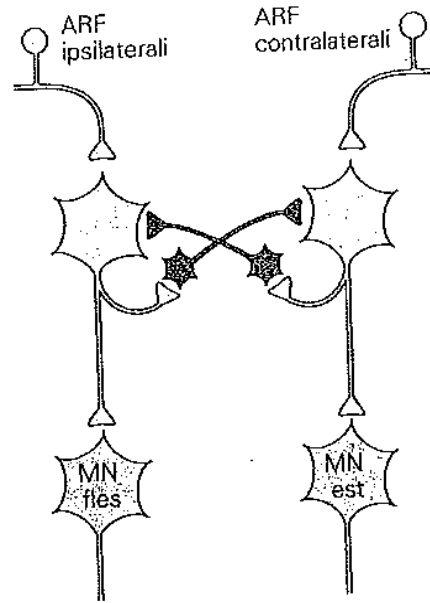
- Il midollo spinale isolato è in grado di generare raffiche ritmiche di attività reciproche nei motoneuroni dei muscoli flessori ed estensori
- Una ipotesi è che esistano gruppi di neuroni che si inibiscono reciprocamente fra loro
- Questi gruppi di neuroni sono ridondanti in modo che durante l'affaticamento possono darsi il cambio

- Come avviene la relazione reciproca di contrazione e rilasciamento fra muscoli agonisti e antagonisti
 - Il sistema di interneuroni che genera le raffiche di attività dei motoneuroni dei muscoli flessori inibisce il sistema di interneuroni che genera le raffiche nei motoneuroni dei muscoli estensori e viceversa (Fig 37.4B)
 - Ancora poco si sa della funzione di questi gruppi di neuroni nei mammiferi molto di più sappiamo del loro funzionamento negli invertebrati

A Stimolazione delle afferenze del riflesso flessorio



B Organizzazione del semi-centro



C Interneuroni eccitati dalle ARF

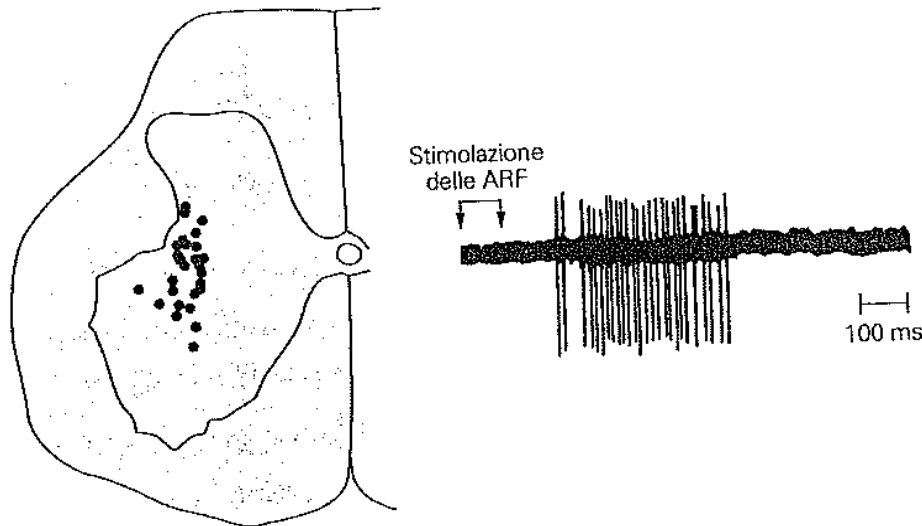


Figura 37.4 In gatti spinali trattati con L-DOPA (L-diidrossi-fenilalanina) e nialamide è possibile dimostrare l'esistenza di particolari componenti del generatore centrale di schemi motori mediante la stimolazione elettrica delle fibre afferenti cutanee e muscolari ad alta soglia (afferenze del riflesso flessorio, ARF).

A. Una stimolazione di breve durata delle ARF ipsilaterali evoca una breve sequenza di attività ritmica nei motoneuroni dei muscoli flessori ed estensori. (Modificata, da Jankowska e collaboratori, 1967a.)

B. Inibizione reciproca fra gli interneuroni delle vie che mediano i riflessi a lunga latenza evocati dalle ARF ipsilaterali e contralaterali. È probabile che questa organizzazione a semi-centro degli interneuroni che controllano i muscoli flessori ed estensori sia l'elemento fondamentale per la generazione centrale del ritmo del cammino. MN = motoneurone.

C. Gli interneuroni del semi-centro sono situati nella regione intermedia della sostanza grigia. Raffiche di attività ritardate, di lunga durata, vengono evocate in questi interneuroni dalla stimolazione delle ARF ipsilaterali. (Modificata, da Jankowska e collaboratori, 1967b.)

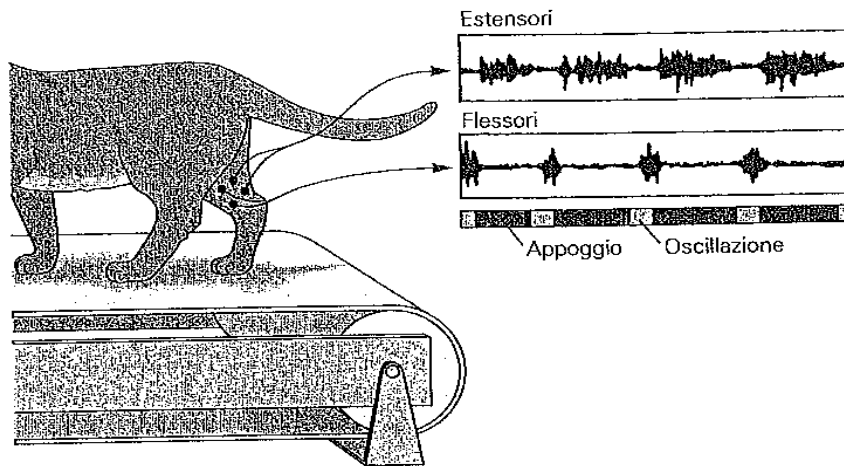
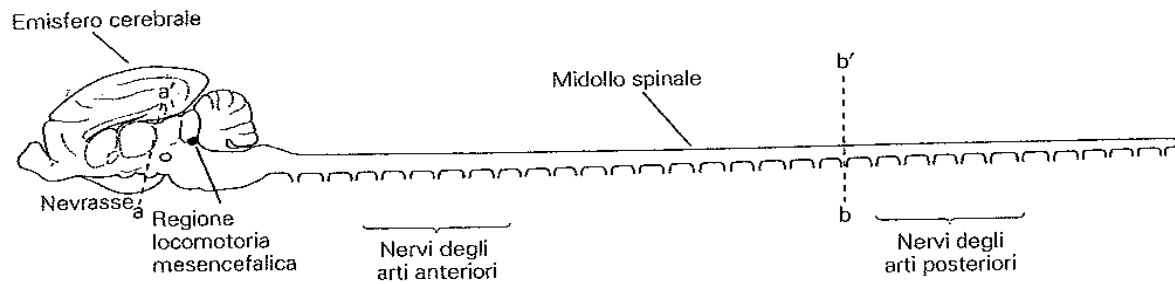
I generatori centrali di schemi motori (GCS)

- GCS è una rete neuronale capace di generare schemi ritmici di attività motoria in assenza di segnali sensitivi fisici provenienti dai recettori periferici.
 - Ogni pattern motorio ha un suo GCS (cammino, nuoto, assunzione di cibo, respirazione, volo) che sono diversi fra loro

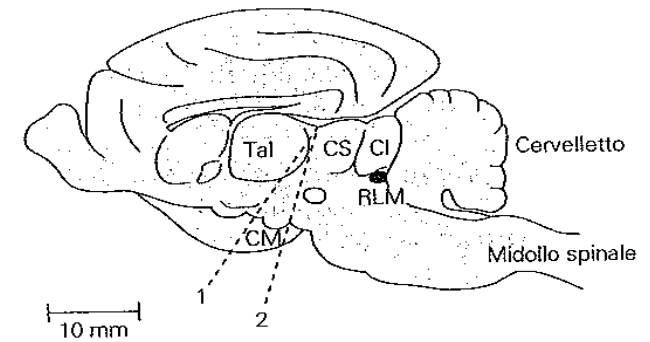
Generazione attività motoria da parte di GCS

- Questa dipende da:
 - Proprietà cellulari dei singoli neuroni: in grado di generare spontaneamente raffiche di attività
 - Tipo di sinapsi: ruolo dei neuromodulatori sulla durata delle depolarizzazioni dei neuroni
 - Tipo di interconnessioni fra i neuroni: temporalizzazioni specifiche di attività e inibizione fra neuroni (Fig 37.1 & 37.5)

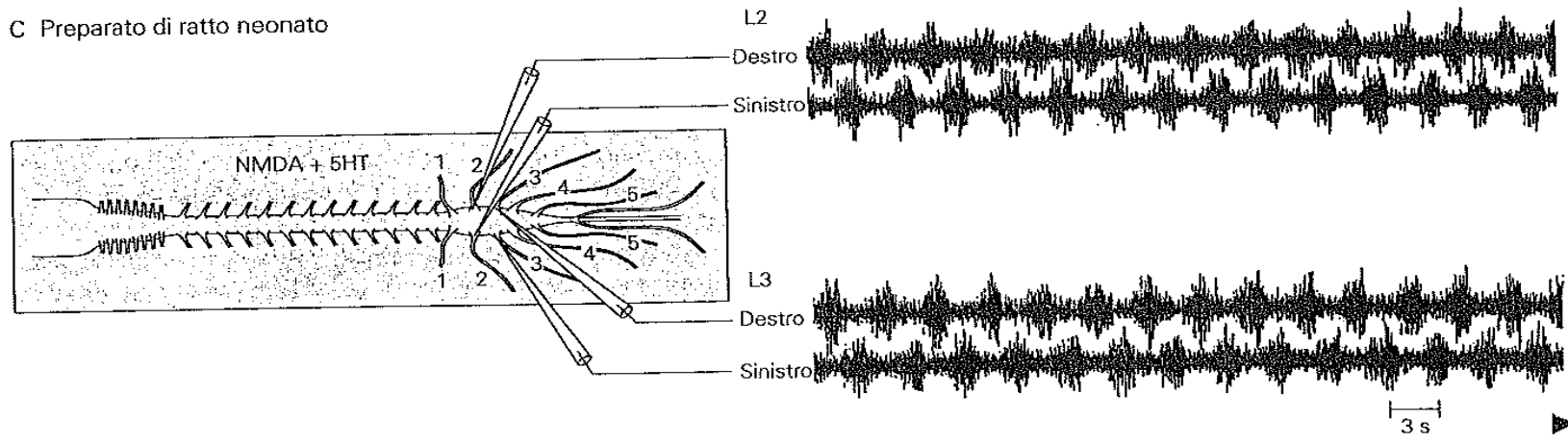
A Sezione del midollo spinale

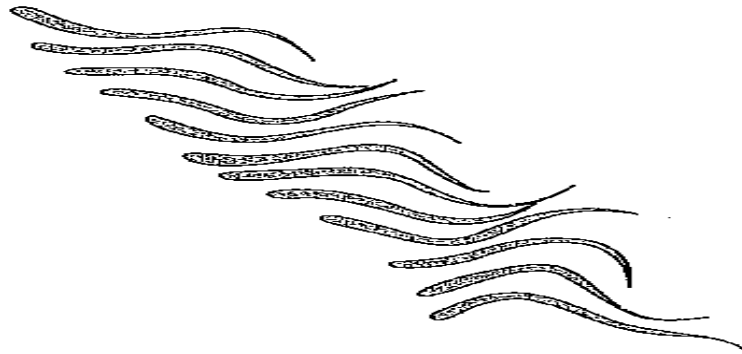


B Sezione del tronco dell'encefalo

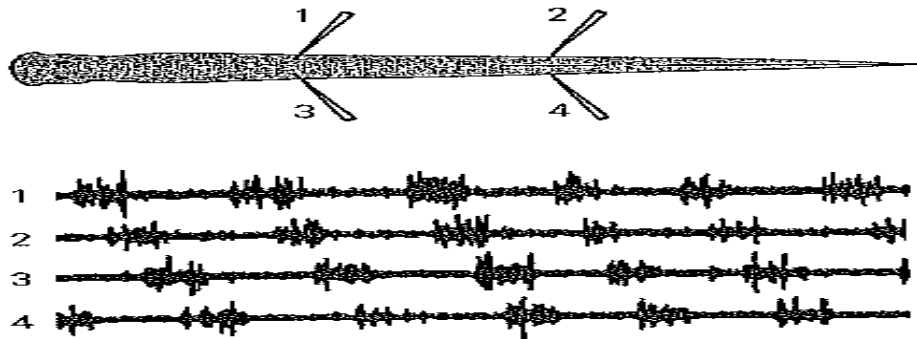


C Preparato di ratto neonato

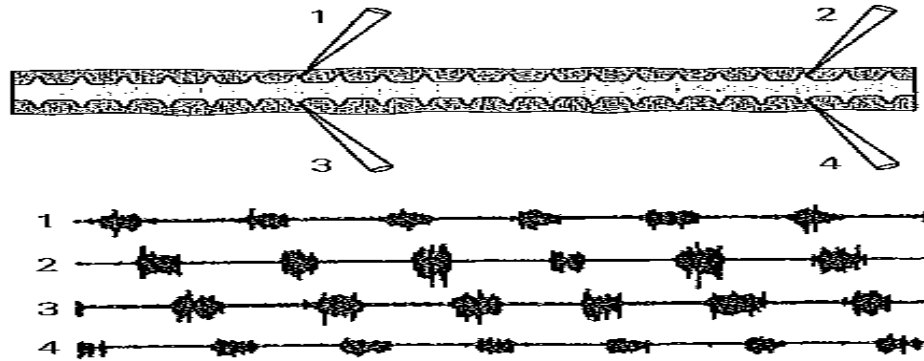




Ritmo nell'animale intatto



Ritmo del midollo spinale isolato



Il sistema del midollo spinale che genera l'attività ritmica è in grado di dare origine a schemi motori complessi

- La locomozione è certo + complessa dei generatori centrali di schemi motori
- La locomozione si attua anche sotto l'influenza:
 - I segnali sovraspinali
 - I segnali sensitivi tonici
- Se da una parte rimane invariante il pattern di attivazione agonista antagonista, la temporalizzazione di questo pattern è invece variabile e non vincolato

Gli schemi del cammino vengono regolati da segnali afferenti provenienti dagli arti in movimento

- Il cammino normale anche se automatico non è necessariamente stereotipato
- I segnali afferenti vengono utilizzati per aggiustare la locomozione di fronte a perturbazioni (eventi inattesi, variazioni del terreno ecc.)

Regolazione del cammino

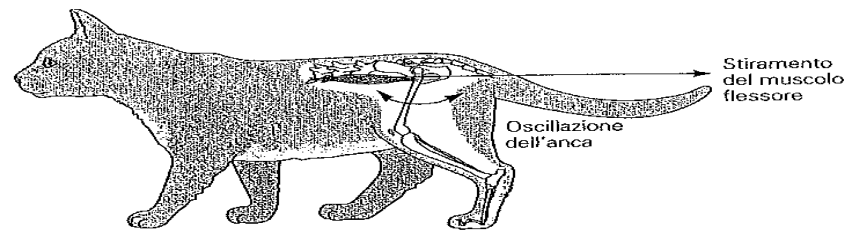
- Tre importanti tipi di informazioni:
 - Segnali somatosensitivi (recettori muscolari e cutanei), apparato vestibolare (equilibrio) e vista.
- Afferenze somatosensitive:
 - Propriocettori che si trovano nei muscoli e nelle articolazioni e vengono attivati dai movimenti del corpo
 - Esterocettori che si trovano nella cute e adeguano il cammino anche agli stimoli esterni

Le caratteristiche temporali e l'ampiezza degli schemi del cammino vengono regolati da segnali propriocettivi

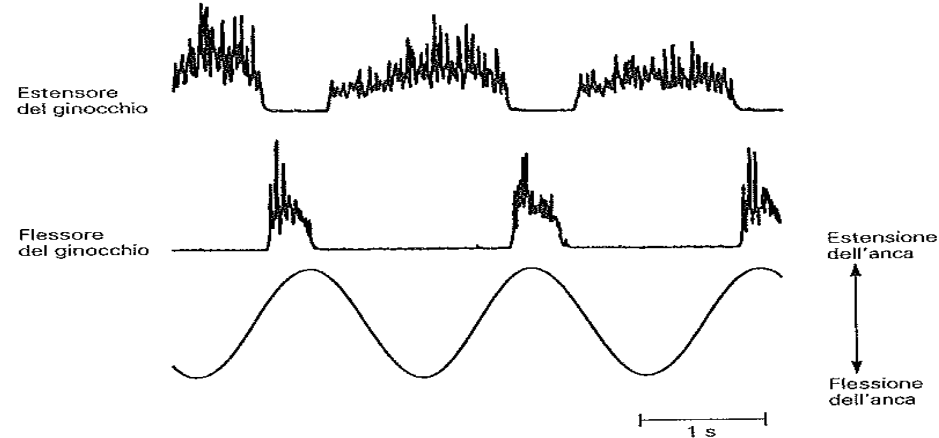
- I segnali afferenti somatosensitivi regolano il ciclo del passo: al variare della velocità del passo varia la sua frequenza
 - Quando la frequenza del passo aumenta diminuisce la fase di appoggio mentre la fase di oscillazione resta invariata
 - Si riscontra una temporalizzazione diversa di scarica fra i muscoli flessori e gli estensori

Flessori ed estensori

- Flessori determinano il tempo della fase di appoggio
- Estensori determinano la fase di oscillazione
- Ruolo dei fusi neuromuscolari: sensibili all'allungamento del muscolo
- Ruolo degli organi tendinei del Golgi: sensibili alla produzione di forza (Fig 37.9)



A Oscillazione dell'anca



B Stiramento del flessore dell'anca

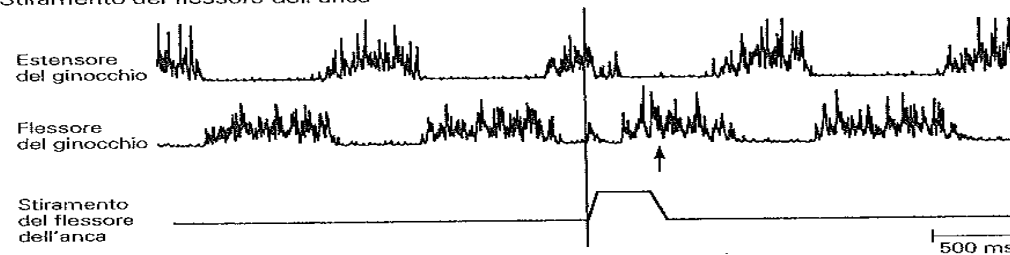


Figura 37.8 La transizione dalla fase di appoggio a quella di oscillazione viene controllata da informazioni relative all'estensione dell'anca. A. Nei gatti decerebrati immobilizzati i movimenti oscillatori dell'articolazione dell'anca generano uno schema locomotorio fittizio nei motoneuroni dei muscoli estensori e flessori. Si noti che le raffiche dei motoneuroni flessori, che corrispondono alla fase di oscillazione, compaiono quando l'anca è estesa. (Modificata, da Kriellaars e collaboratori, 1994.)

B. Nei gatti decerebrati lo stiramento di un muscolo flessore dell'anca (l'ileo-psoas) disinserito dalle sue inserzioni scheletriche provoca, durante il cammino, l'inibizione dell'attività dei motoneuroni dei muscoli estensori e un inizio più precoce dell'attività di quelli dei muscoli flessori. La freccia indica l'istante in cui avrebbe dovuto manifestarsi l'inizio dell'attività dei muscoli flessori in assenza di una loro trazione. Quest'effetto è prodotto dall'attivazione delle fibre sensitive provenienti dai fusi neuromuscolari. (Modificata, da Hiebert e collaboratori, 1996.)

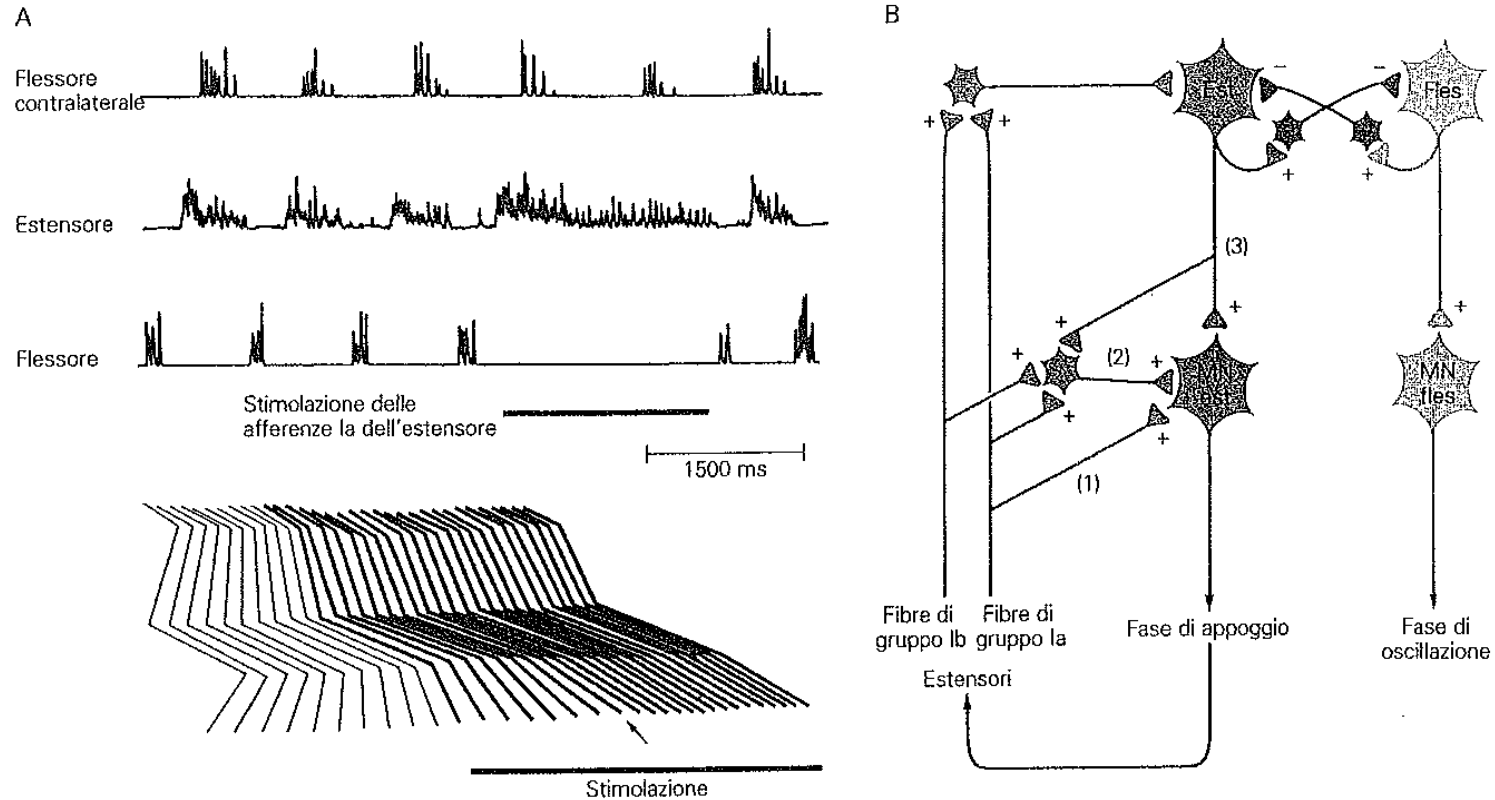


Figura 37.9 L'inizio della fase di oscillazione del cammino viene controllato da segnali a feed-back provenienti dagli organi tendinei del Golgi e dai fusi neuromuscolari dei muscoli estensori. A. In un gatto decerebrato la stimolazione elettrica delle fibre sensitive di gruppo Ib provenienti dai muscoli estensori della caviglia, durante il cammino, inibisce l'attivazione dei flessori ipsilaterali e prolunga quella degli estensori ipsilaterali. Questa stimolazione non altera le caratteristiche temporali dell'attività dei flessori contralaterali. La stimolazione delle afferenze di gruppo Ib provenienti dagli estensori inibisce l'inizio della fase di oscillazione, come si può rilevare dalla posizione della gamba durante la stimolazione stessa (in basso). La freccia indica il punto in cui sarebbe dovuta iniziare normalmente la fase di oscillazione se non fossero state stimulate le fibre afferenti provenienti dagli estensori. (Modificata, da Whelan e collaboratori, 1995.)

B. Vie afferenti dei muscoli estensori che regolano la fase di appoggio. Il generatore centrale dello schema motorio è stato rappresentato da due gruppi di interneuroni (Est e Fles) che si inibiscono reciprocamente. I segnali a feed-back provenienti dalle fibre Ia e Ib dei muscoli estensori influenzano l'attività dei muscoli estensori attraverso tre vie eccitatorie (+): (1) connessioni monosinaptiche delle fibre Ia con i motoneuroni dei muscoli estensori (MN); (2) connessioni disinaptiche provenienti dalle fibre Ia e Ib che diventano attive durante la fase di estensione e (3) una via polysinaptica eccitatoria passante attraverso gli interneuroni del generatore centrale dello schema motorio che controllano i muscoli estensori. Queste vie aumentano il livello dell'attività dei motoneuroni dei muscoli estensori durante la fase di appoggio e assicurano il mantenimento della loro attività quando viene applicato un carico.

I segnali afferenti provenienti dalla cute permettono di superare gli ostacoli inattesi

- Gli esteroceettori cutanei influenzano il cammino a seconda se la fase del passo è di oscillazione o di appoggio
 - Se uno stimolo meccanico viene applicato durante la fase di oscillazione si innesca l'eccitazione dei motoneuroni dei muscoli flessori e l'inibizione degli estensori (la zampa si flette come per superare un ostacolo)
 - se applicato durante la fase di appoggio si ha una risposta opposta (estensione)

Per iniziare il cammino e per controllarne l'adattamento alle condizioni ambientali sono necessari segnali ritrasmessi dalle vie discendenti

- Oltre al midollo spinale il cammino viene controllato da diverse altre regioni cerebrali comprese la corteccia motrice il cervelletto e varie regioni del tronco dell'encefalo (Fig 37.10)

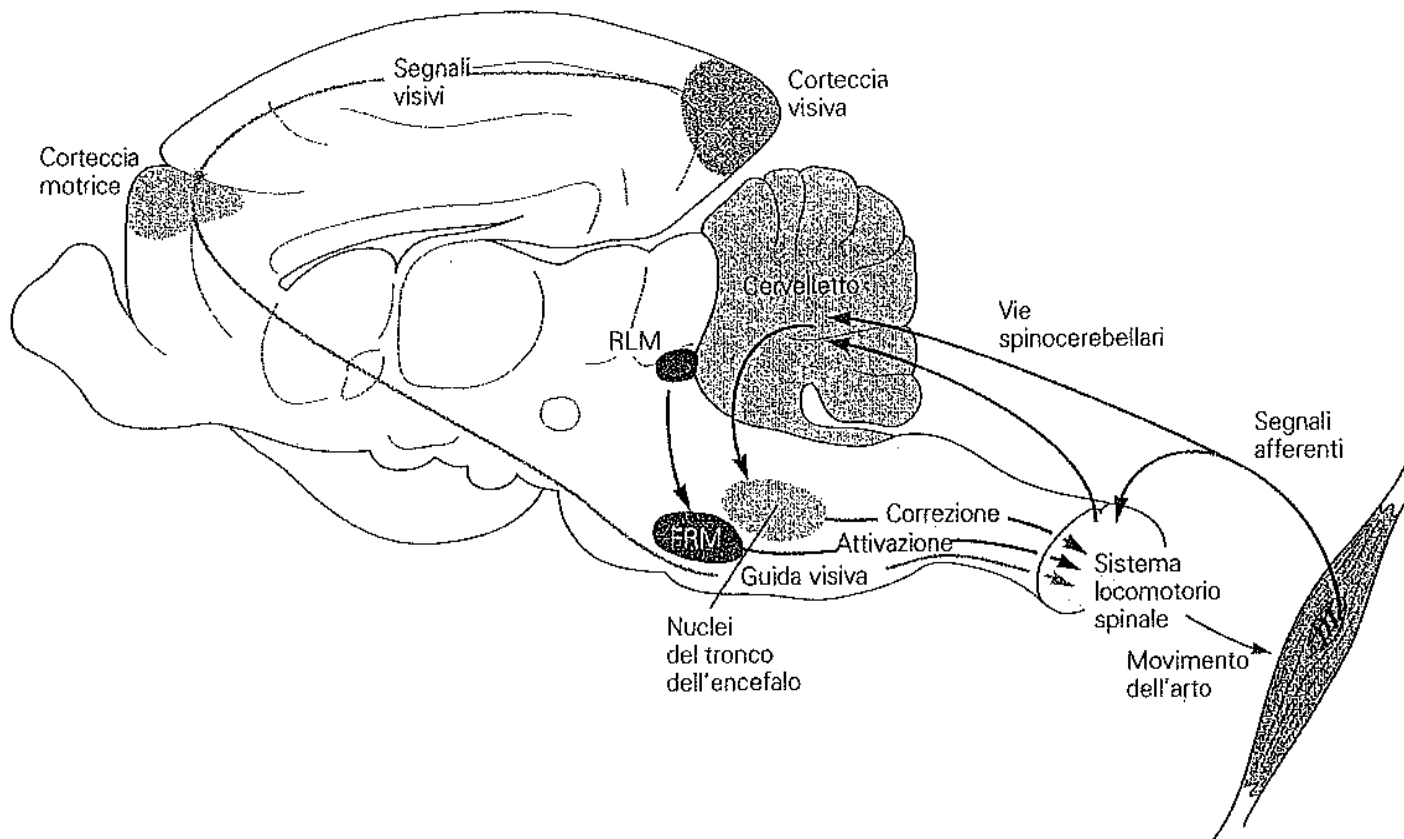


Figura 37.10 I segnali discendenti dal tronco dell'encefalo e dalla corteccia motrice danno l'avvio alla locomozione e adeguano i movimenti del passo alle esigenze contingenti dell'animale. Il sistema locomotorio spinale viene attivato da segnali provenienti dalla regione locomotoria mesencefalica (RLM) e ritrasmessi attraverso neuroni della formazione

reticolare mediale (FRM) (v. Figura 37.11). Il cervelletto riceve segnali, attraverso le vie spinocerebellari, sia dai recettori periferici che dai generatori centrali di schemi motori e adegua lo schema locomotorio attraverso i nuclei del tronco dell'encefalo. Le modificazioni del passo ad opera dei segnali visivi sono mediate dalla corteccia motrice.

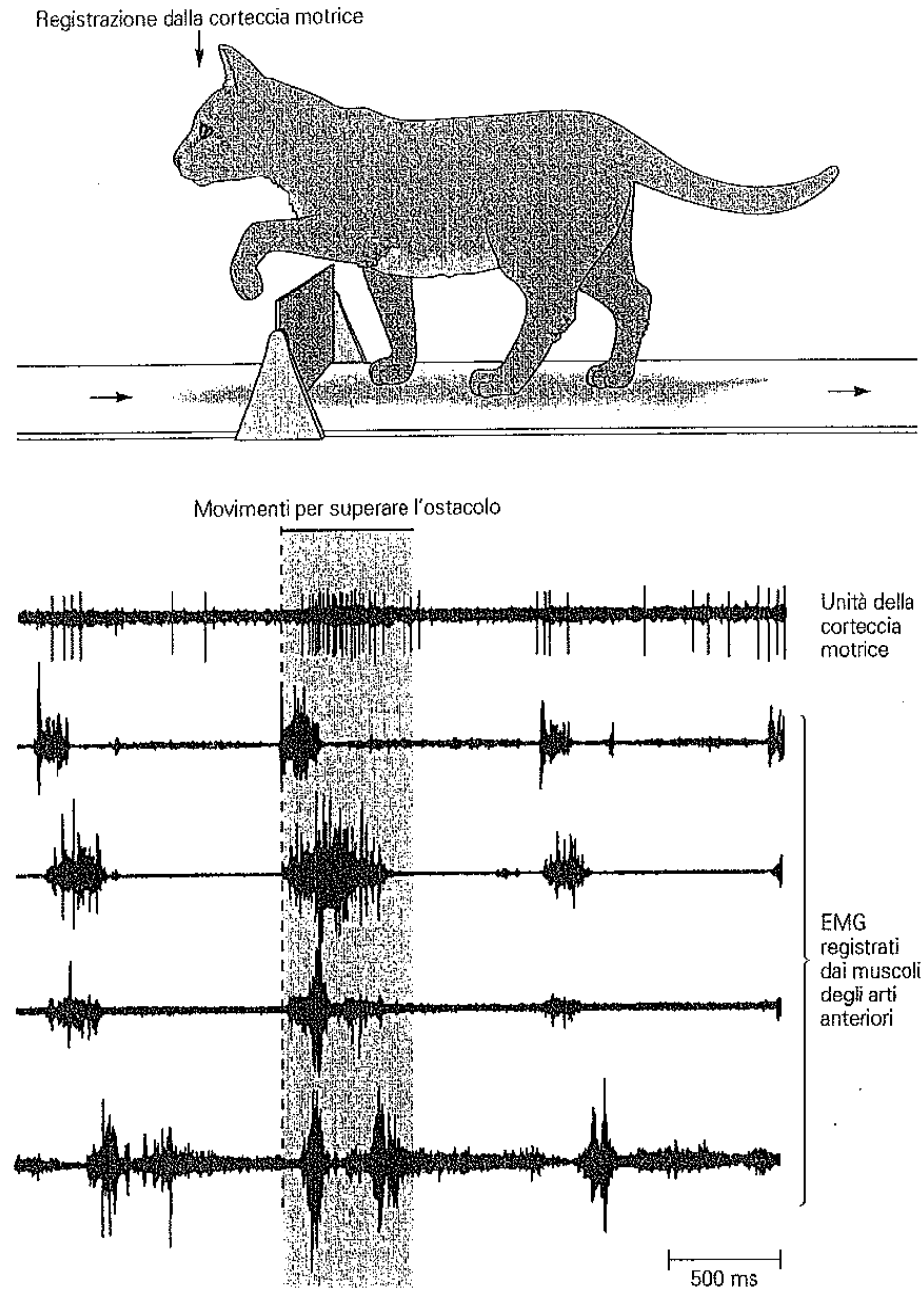
I segnali ritrasmessi dalle vie discendenti del tronco dell'encefalo danno l'avvio al cammino e ne controllano la velocità

- All'aumentare dell'intensità di attivazione a livello del mesencefalo aumenta il ritmo di camminata
- L'intensità di stimolazione quindi definisce la velocità del passo (animali passano dalla camminata al trotto e al galoppo)

Quando il cammino viene guidato dalla vista la corteccia motrice interviene per conferire precisione ai movimenti che compongono il passo

- Normalmente i nostri passi sono guidati da informazioni visive
- Questa viene chiamata informazione visuomotoria
- Neuroni nella corteccia motoria che integrano informazioni visuomotorie proiettano direttamente al midollo spinale

Figura 37.12 L'attività dei neuroni della corteccia motrice viene modulata da segnali provenienti dal sistema visivo per adeguare i movimenti del passo alle condizioni ambientali. Quando un gatto normale oltrepassa una serie di oggetti fissati al nastro scorrevole di una piattaforma mobile, i neuroni della corteccia motrice aumentano la loro attività. L'aumento dell'attività corticale è associato ad incrementi dell'attività dei muscoli degli arti anteriori, come si può rilevare dai loro elettromiogrammi (EMG). (Modificata, da Drew, 1988.)



Il cervelletto controlla l'accuratezza degli schemi locomotori regolando le caratteristiche temporali e l'intensità dei segnali discendenti

- Lesioni nel cervelletto provocano gravi deficit locomotori:
 - Variazioni anormali della velocità e dell'ampiezza dei singoli segmenti articolari
 - Accoppiamenti anormali degli spostamenti delle articolazioni fra loro (coordinazione)
 - Questo pattern motorio viene chiamato atassico

- Il cervelletto riceve informazioni sia dai movimenti del passo durante l'esecuzione che dalle reti neurali spinali che generano il ritmo locomotorio
 - Quindi:
- Il cervelletto confronta i movimenti che si stanno eseguendo (attraverso i segnali propriocettivi) con quelli che si intende eseguire (attraverso i segnali dal generatore centrale spinale).
- Integra inoltre segnali vestibolari (equilibrio)

Anche nel cammino dell'uomo potrebbero essere implicati generatori spinali di schemi motori

- Lesioni anche quasi totali del midollo permettono la comparsa di movimenti ritmici negli arti inferiori
- Attraverso l'uso di ausili (treadmill) la deambulazione ricompare.
- I neonati presentano riflessi specifici
- Questo suggerisce una origine genetica della deambulazione

Le componenti fondamentali del cammino

- Reti neuronali oscillatorie attivate e modulate da altre strutture cerebrali e da segnali afferenti
- Reti oscillatori : generatore centrale di pattern
- Strutture cerebrali: corteccia motoria e premotoria, cervelletto
- Segnali afferenti: sistema vestibolare, propriocezione.

Differenza uomo animale

- Locomozione umana più complessa
 - Meccanica bipede più instabile
 - Ruolo dell'equilibrio
 - Maggior controllo centrale
 - I neonati imparano a stare in piedi con + difficoltà degli animali
 - Le lesioni spinali più invasive sulla locomozione “rimasta” negli umani rispetto agli animali

Una visione d'insieme

- La locomozione è costituita da movimenti ritmici del corpo
- Questi dipendono da accurati processi di regolazione dei tempi e delle intensità di contrazione di un gran numero di muscoli
- Nel sistema nervoso centrale sono presenti generatori centrali di schemi motori
 - Funzionano anche in assenza di feedback

Il passo

- Il ciclo dei passi è generato a livello centrale da reti neuronali spinali
- La transizione fra la fase di appoggio e di oscillazione è regolata da segnali afferenti provenienti dai muscoli flessori ed estensori
- Segnali discendenti dal cervello regolano l'intensità della locomozione e modificano i movimenti del passo a seconda delle caratteristiche del suolo