

Principi di Neuroscienze

Cap 33

Eric R. Kandel, James H. Schwartz,
Thomas M. Jessel

L'organizzazione del movimento

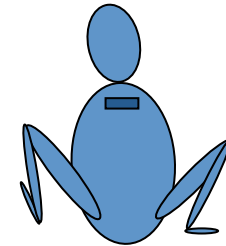
- I sistemi motori generano movimenti riflessi, ritmici e volontari
- I movimenti volontari sono regolati da principi di natura psicofisica
- I sistemi motori sono organizzati in maniera gerarchica
- Il movimento viene eseguito dai motoneuroni spinali
- Il tronco dell'encefalo modula l'azione dei circuiti spinali
- La corteccia cerebrale modula l'azione dei motoneuroni del tronco dell'encefalo e del midollo spinale

I sistemi motori generano movimenti riflessi, ritmici e volontari

- Diverse categorie di movimenti:
- Riflessi
- Ritmici
- Volontari

I movimenti Riflessi

- I riflessi sono schemi coordinati involontari di contrazioni e rilasciamenti muscolari prodotti da stimoli periferici
 - Si osservano in animali decerebrati
 - Le caratteristiche spaziali e temporali delle contrazioni muscolari dipendono dai recettori sensoriali che vengono stimolati
 - I recettori muscolari generano riflessi da stiramento
 - I recettori cutanei producono riflessi di retrazione



I movimenti ritmici

- Movimenti ritmici sono:
 - Masticazione
 - Deglutizione
 - Locomozione
 - Contrazioni alternate dei flessori e degli estensori di entrambi i lati del corpo
 - I circuiti preposti si trovano nel midollo spinale
 - Possono manifestarsi spontaneamente o possono essere generati da stimoli periferici che attivano i circuiti che le mediano

Movimenti volontari

- A differenza dei riflessi i movimenti volontari si propongono di raggiungere uno scopo specifico (premere il pedale di un freno, afferrare una palla)
 - Sono soggetti ad apprendimento
 - Prevengono e correggono perturbazioni

Correggere e prevenire le perturbazioni

- Due sono le modalità utilizzate dal sistema nervoso:
- 1- Utilizzare i segnali sensoriali (controllo a **feedback** o servo-controllo)
- 2- Utilizzare informazioni di una o più modalità diverse per rilevare le perturbazioni in arrivo e mettere in atto, prima dell'inizio del movimento, strategie di movimento basate sull'esperienza pregressa (**feed-forward**)

Feedback

- Nel controllo a feedback i segnali provenienti dai recettori di senso vengono confrontati con la condizione che si desidera mantenere.
- La differenza fra questi due segnali è detta segnale di errore, viene utilizzata per regolare l'uscita motoria.

Esempio di feedback

(Controllo a circuito chiuso)

- Sistema di riscaldamento
 - Parte che definisce lo scopo: termostato (definizione della temperatura)
 - Parte che rileva la temperatura dell'ambiente (sensori/feedback)
 - Parte che confronta la temperatura attuale e quella che si vuole raggiungere
 - Correzione della discrepanza (errore)

Limiti del feedback

- Il tempo necessario per trasmettere i segnali all'interno del circuito può essere grande
 - Ritardo di fase
 - Se le condizioni esterne cambiano rapidamente ed il ritardo di fase è grande le correzioni date dal feedback possono essere inappropriate
 - Per questo il controllo a feedback è particolarmente applicato per il mantenimento delle posture e per la modulazione della forza (afferrare oggetti)

Recettori e feedback

- Azioni di mantenimento delle posture e di modulazione di forza:
 1. Meccanocettori (fusi neuromuscolari organi tendinei del golgi). Propriocezione
 2. Afferenze cutanee. Percezione tattile

Esempi

- Pazienti che presentano lesioni alle fibre che ritrasmettono i segnali ai meccanorecettori
 - Non sono in grado di avvertire i propri movimenti, mantenere oggetti fra le mani, non riescono a modulare la forza
- Al contrario queste capacità possono essere espresse con estrema precisione
 - Atleti di elite (tiro a segno), mostrano una elevata capacità di mantenere la posizione degli arti nello spazio e di modulare la forza

Feed-forward

(Controllo a circuito aperto)

- Sono sistemi di controllo anticipatori e agiscono prima che le perturbazioni diventino operative
- Sono sistemi a circuito aperto (possono influenzare e cambiare il feedback)
- Le informazioni provengono sia dagli organi di senso che dall'esperienza pregressa
- Controllano sia le posture che i movimenti

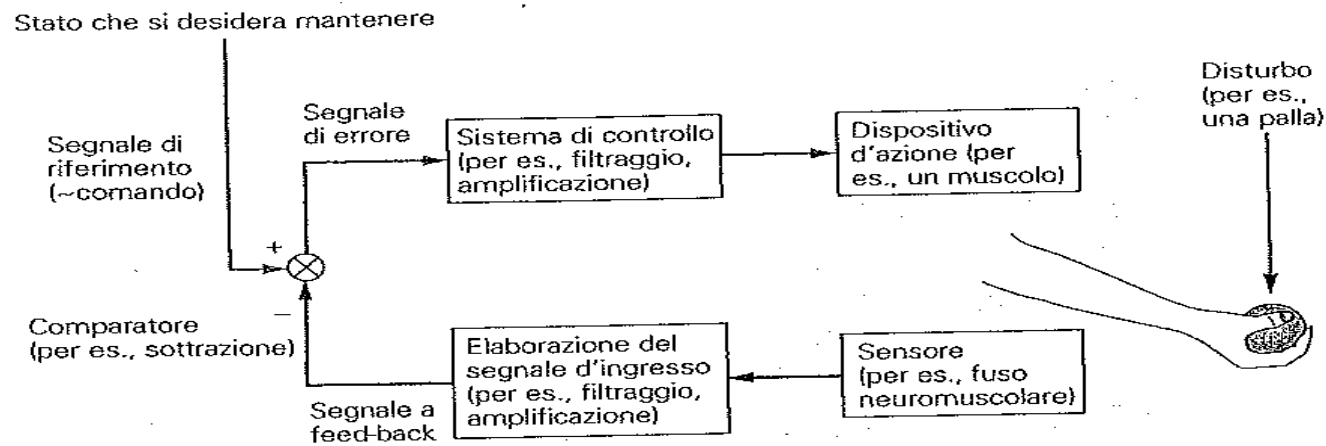
Esempio: Controllo della postura

- Sollevare il braccio stando in piedi: i muscoli delle gambe si contraggono prima di quelli delle braccia per controllare lo spostamento del centro di massa
- Mantenere la postura in piedi: la contrazione dei muscoli è continua per compensare anche i minimi cambiamenti del centro di massa ma ad una perturbazione queste contrazioni si rimodulano ad hoc.

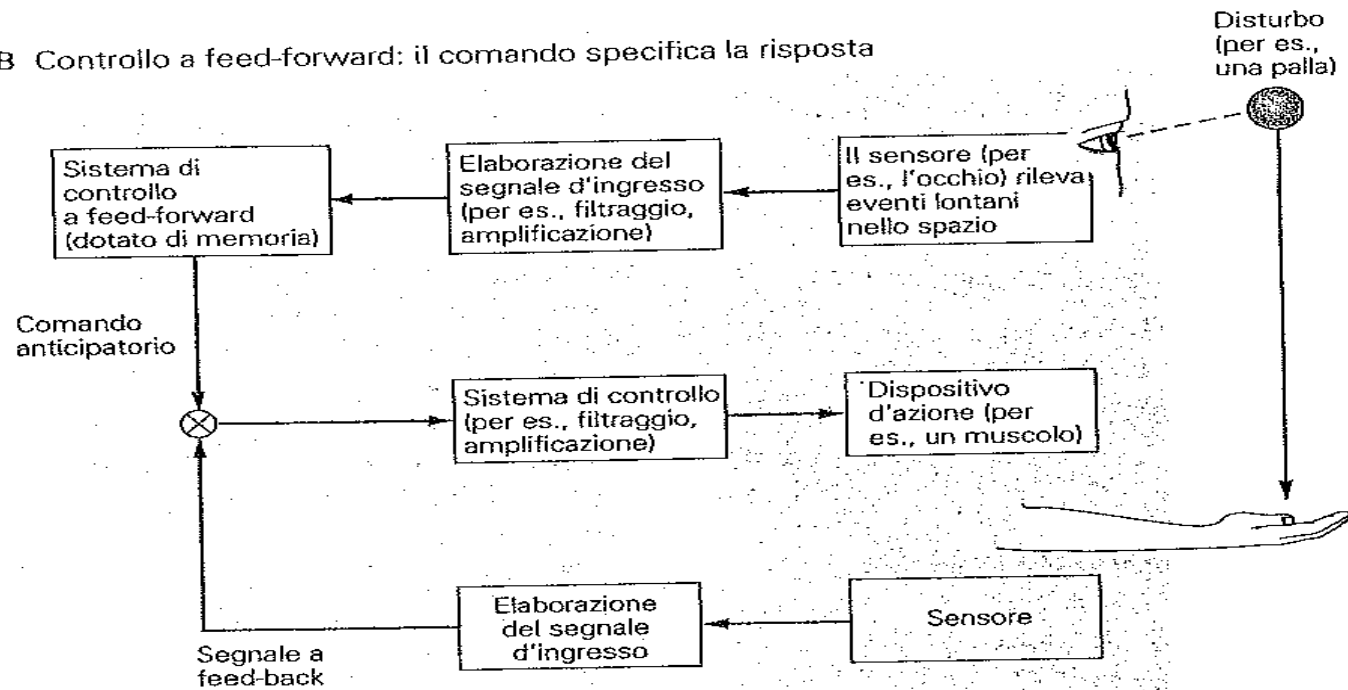
Il ruolo dell'esperienza

- Afferrare una palla è una risposta a feed-forward avviata da un segnale visivo
- Il segnale visivo viene utilizzato per predire il percorso della palla.
 - La posizione
 - Il tempo di percorrenza
 - La forza necessaria
- L'esperienza pregressa permette una corretta anticipazione (fig 33.2)

A Controllo a feed-back: il comando specifica lo stato che si desidera mantenere

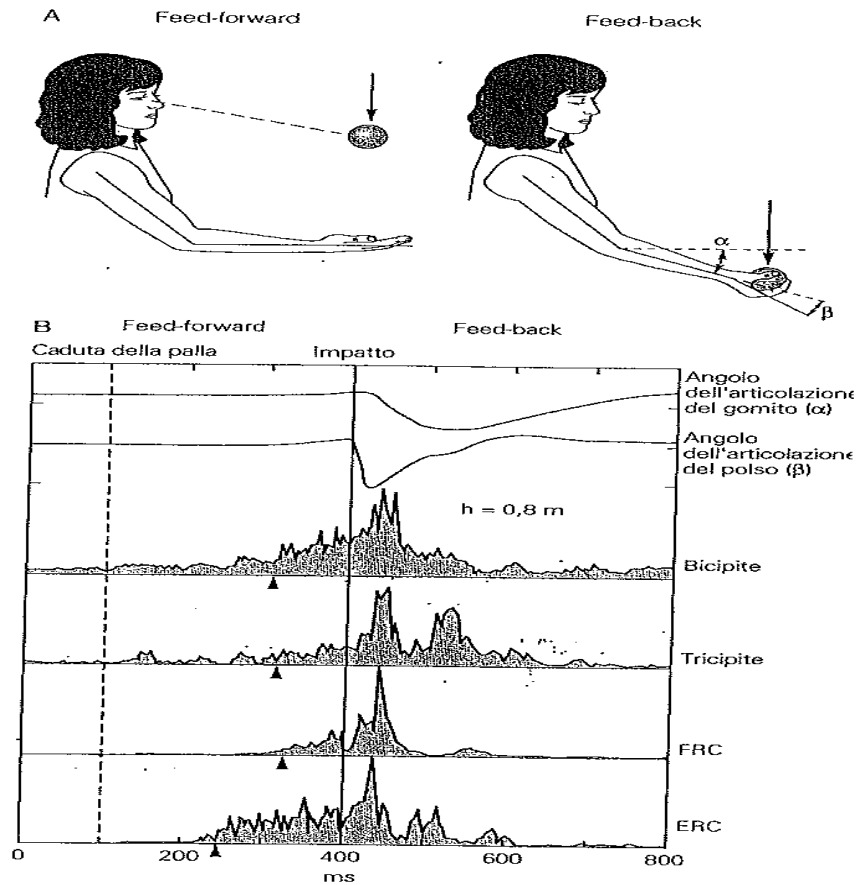


B Controllo a feed-forward: il comando specifica la risposta



Feed-forward e feedback

- Se prima di afferrare la palla il meccanismo è a feed-forward appena la palla tocca la mano entra in gioco il feedback
 - Impatto mano-palla crea uno stiramento rapido del muscolo
 - Evoca un riflesso controllato da circuiti spinali
 - Il muscolo stirato si contrae e così il suo antagonista
 - Le due contrazioni rendono più rigida l'articolazione bloccando la postura



Controllo a feedforward e
Coinvolgimento del feedback

Figura 33.2 Per poter afferrare una palla occorrono controlli a feed-forward e a feed-back.

A. Rappresentazione schematica dell'esperimento. La palla viene fatta cadere da un'altezza scelta dallo sperimentatore.

B. Risposte medie date da un soggetto che doveva afferrare una palla che veniva fatta cadere da un'altezza di 0,8 m. I tracciati si riferiscono, dall'alto in basso, all'angolo dell'articolazione del gomito (α), all'angolo dell'articolazione del polso (β) e all'attività EMG rettificata dei muscoli bicipite, tricipite, flessore radiale del carpo (FRC) ed estensore radiale del carpo (ERC). Le risposte anticipatorie, prima dell'impatto della palla, sono costituite dalla coattivazione del bicipite e del tricipite e dei muscoli che agiscono a livello del carpo (punte di frecce). Dopo l'impatto si ha una modificazione transitoria del riflesso da stiramento con un'ulteriore coattivazione dei muscoli flessori ed estensori (invece di una inibizione reciproca).

I movimenti volontari sono regolati da principi di natura psicofisica

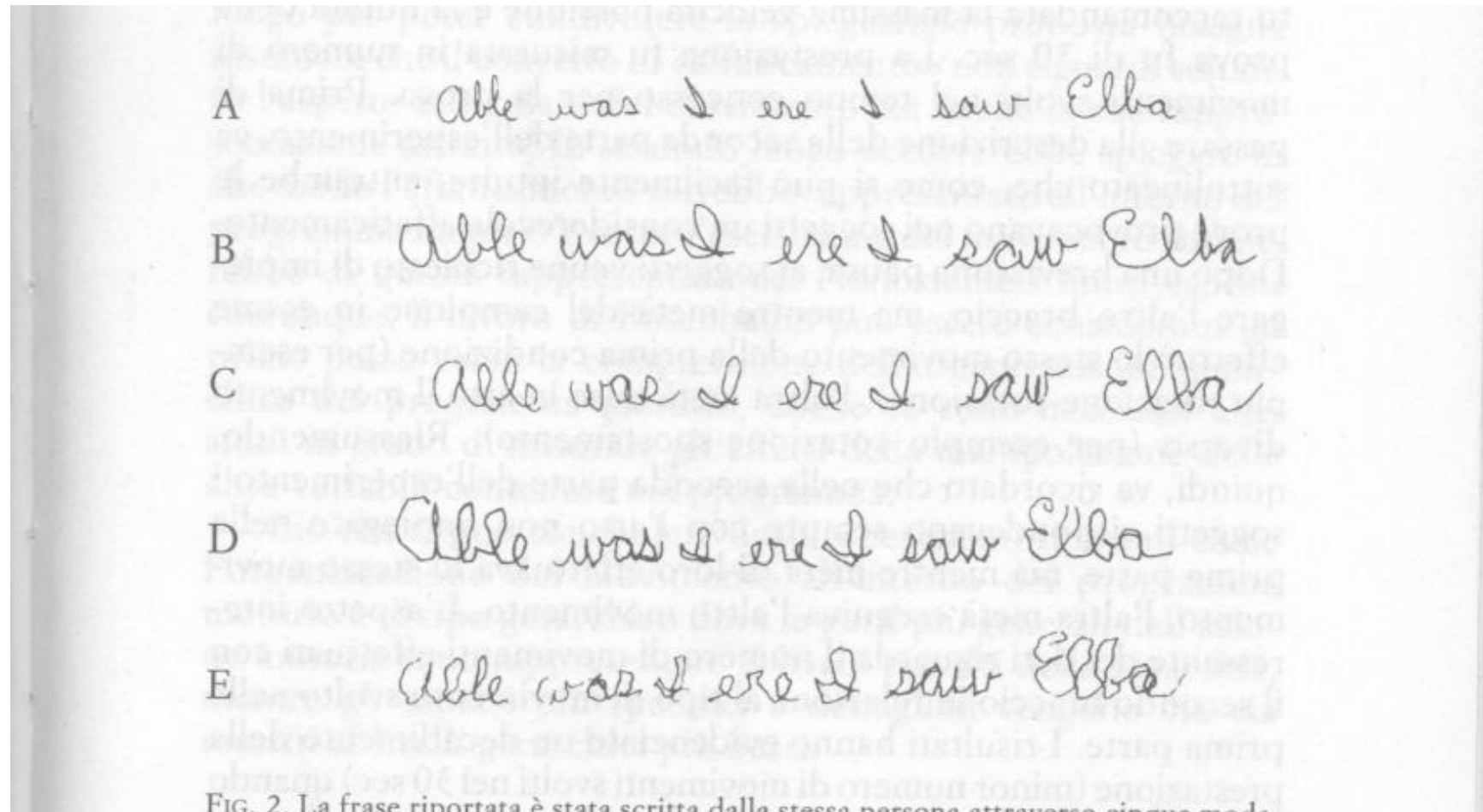
- Movimenti diversi a seconda degli effettori utilizzati
 - Il tempo di risposta motoria ad uno stimolo dipende dalla quantità di informazione che deve essere analizzata
 - La velocità di esecuzione di un movimento è inversamente correlata alla precisione (vedi successivamente la legge di Fitts)

I movimenti volontari possiedono alcune caratteristiche invarianti e sono generati da programmi motori

- Equivalenza motoria : esempio la nostra scrittura rimane pressochè invariata a prescindere dalla sua ampiezza o dall'effettore usato

Esempio la scrittura di Raibert (1977).

A:Manodx; B:bracciodx; C: manosx D: labbra;E: piededx



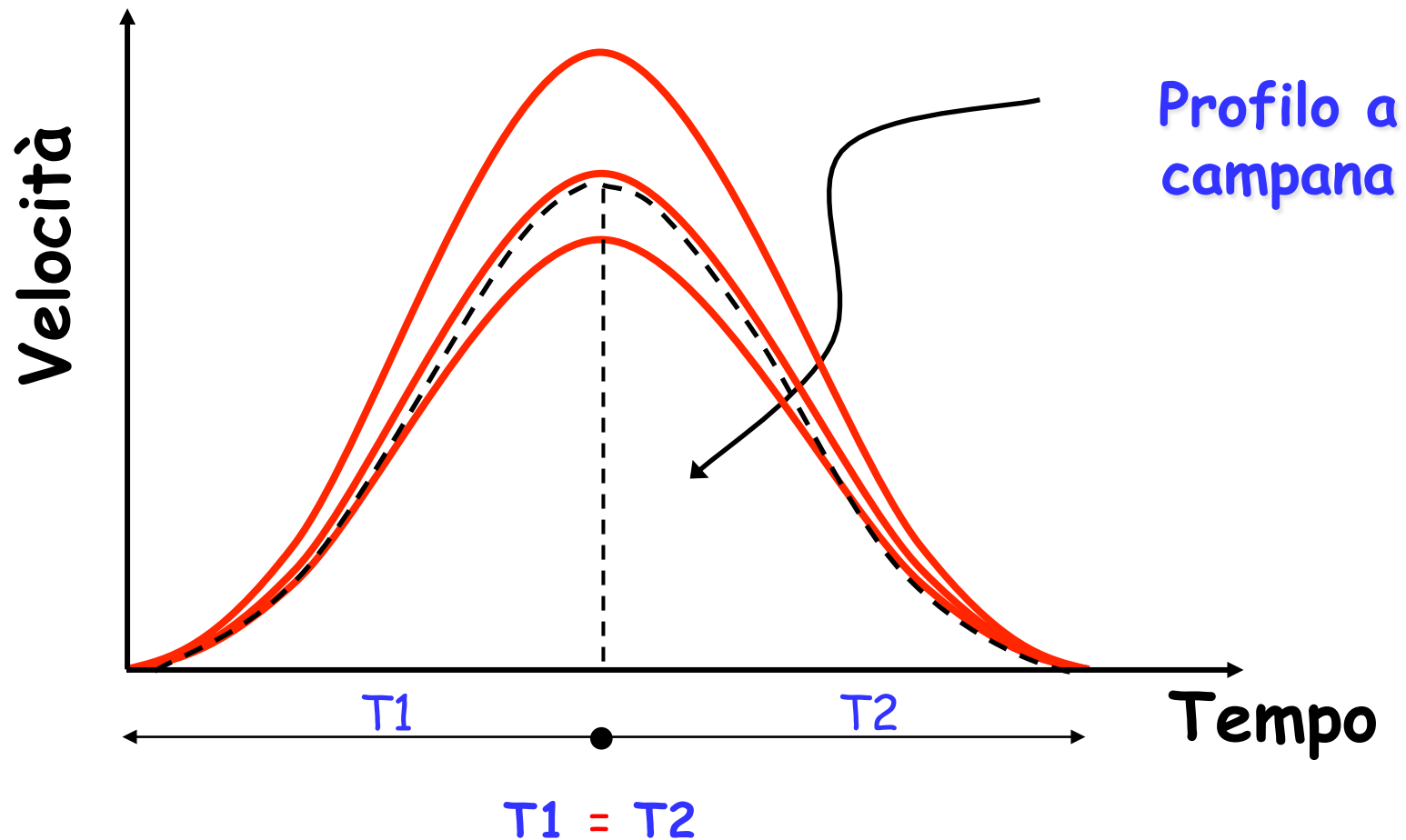
Che cosa suggerisce?

- Il movimento diretto ad uno scopo è rappresentato a livello cerebrale in forma astratta piuttosto che in termini di movimenti articolari e contrazioni muscolari

Che cosa viene pianificato in anticipo di una azione?

- La velocità in funzione delle distanze da percorrere

Caratteristiche cinematiche invarianti



(Morasso, 1981; Abend et al. 1982; Atkenson & Hollerbach, 1985; Flash & Hogan, 1985; Uno et al, 1989)

Che cosa viene pianificato in anticipo di una azione?

- Ampiezza del movimento
 - Sia la velocità che l'accelerazione della mano variano in modo proporzionale alla distanza dal bersaglio (Fig 33.4 & 33.5)
 - Questo significa che il movimento non si basa solo sul controllo visivo ma è prepianificato
 - Questa pre-pianificazione viene chiamata **PROGRAMMA MOTORIO**

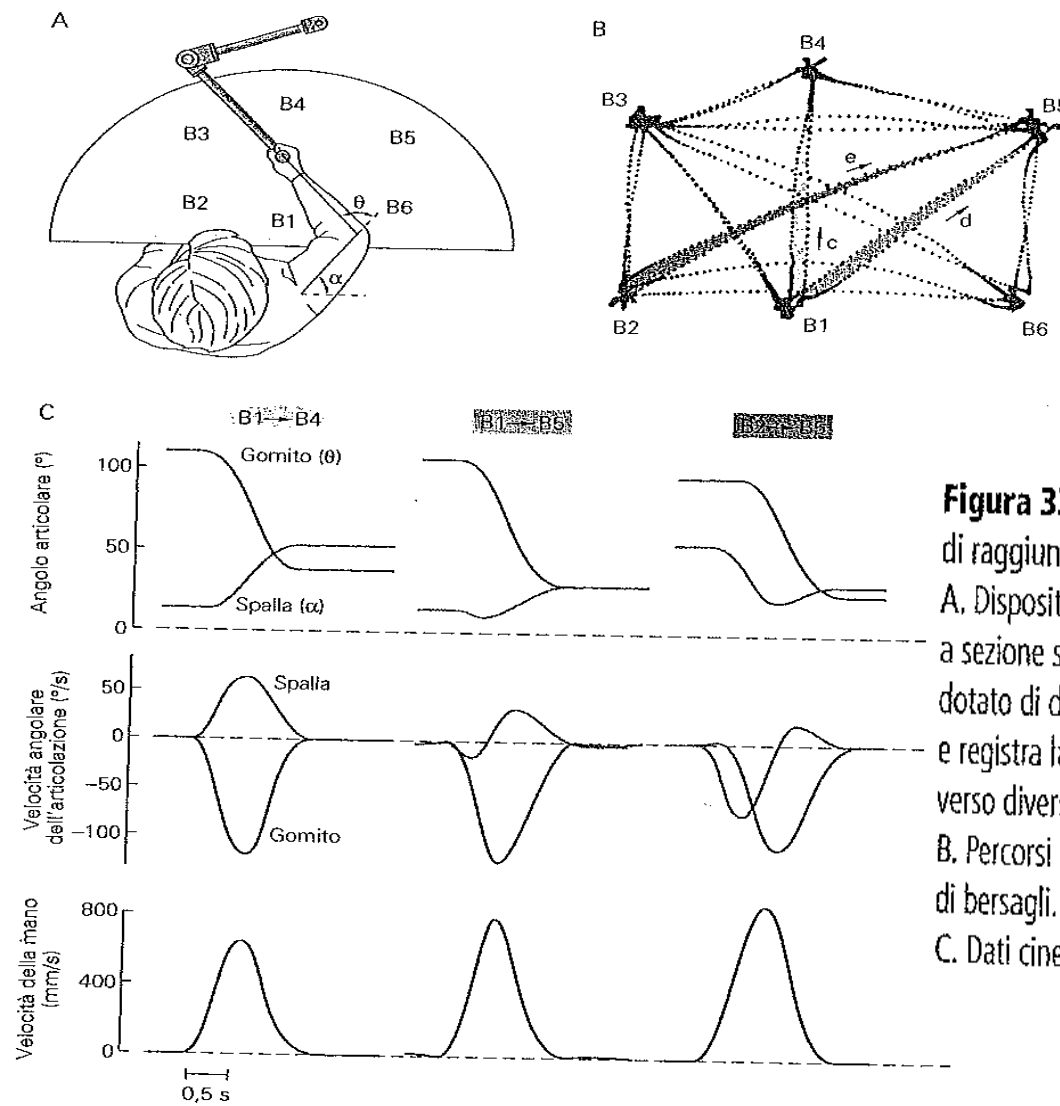


Figura 33.4 Il sistema nervoso centrale pianifica i movimenti di raggiungimento come traiettorie della mano.

A. Dispositivo sperimentale. Il soggetto sta seduto davanti ad un tavolo a sezione semicircolare e tiene in mano la maniglia di un braccio artificiale dotato di due snodi articolari che può essere spostato sul piano del tavolo e registra la posizione della mano. Il soggetto è istruito a muovere la mano verso diversi bersagli (B1-B6).

B. Percorsi seguiti da un soggetto nei movimenti della mano verso una serie di bersagli.

C. Dati cinematici delle traiettorie c, d ed e riprodotte nella parte B.

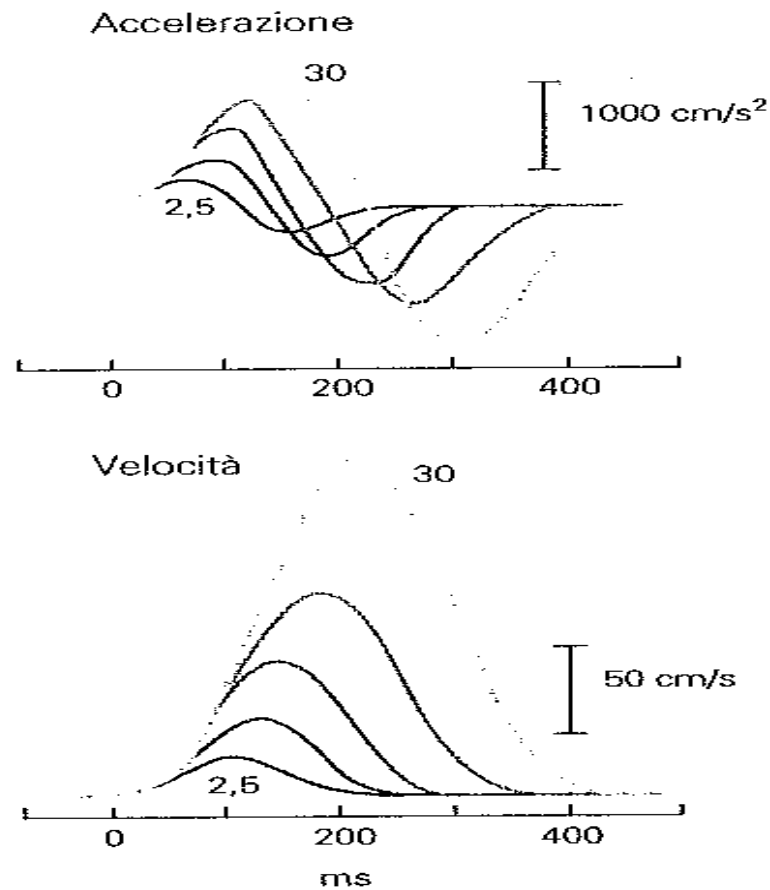


Figura 33.5 L'accelerazione e la velocità dei movimenti di raggiungimento variano in funzione della distanza del bersaglio. Nei grafici sono stati riprodotti i valori medi dell'accelerazione e della velocità dei movimenti della mano eseguiti da un soggetto per raggiungere bersagli disposti alla distanza di 2,5, 5, 10 e 30 cm dalla posizione di partenza e che venivano presentati secondo una successione casuale. Durante il movimento il soggetto non era in condizione di vedere il movimento della mano. I profili dell'accelerazione e della velocità variavano in modo lineare in funzione della distanza del bersaglio. Il fatto che in questi profili sia presente un solo picco indica che l'ampiezza del movimento viene specificata prima dell'inizio del movimento stesso. In caso contrario, il primo picco avrebbe dovuto essere identico per tutte le distanze dei bersagli e si sarebbero dovuti osservare picchi secondari dovuti ad aggiustamenti a feed-back.

Il programma motorio (PM)

- PM pianifica:
- 1- Le caratteristiche spaziali del movimento e gli angoli di rotazione delle articolazioni
 - Cinematica del movimento
- 2- Le forze necessarie per ruotare le articolazioni (momenti di forza)
 - Dinamica del movimento

Regole di risposta a informazioni sensoriali

- Afferrare oggetti più o meno sdrucchiolevoli
 - La forza impressa e l'accelerazione della mano vengono regolate in funzione di quanto si ritiene che sia sdrucchiolevole l'oggetto (Fig 33.6)
- (tipico esempio di relazione fra controllo a feed-forward e controllo a feedback)

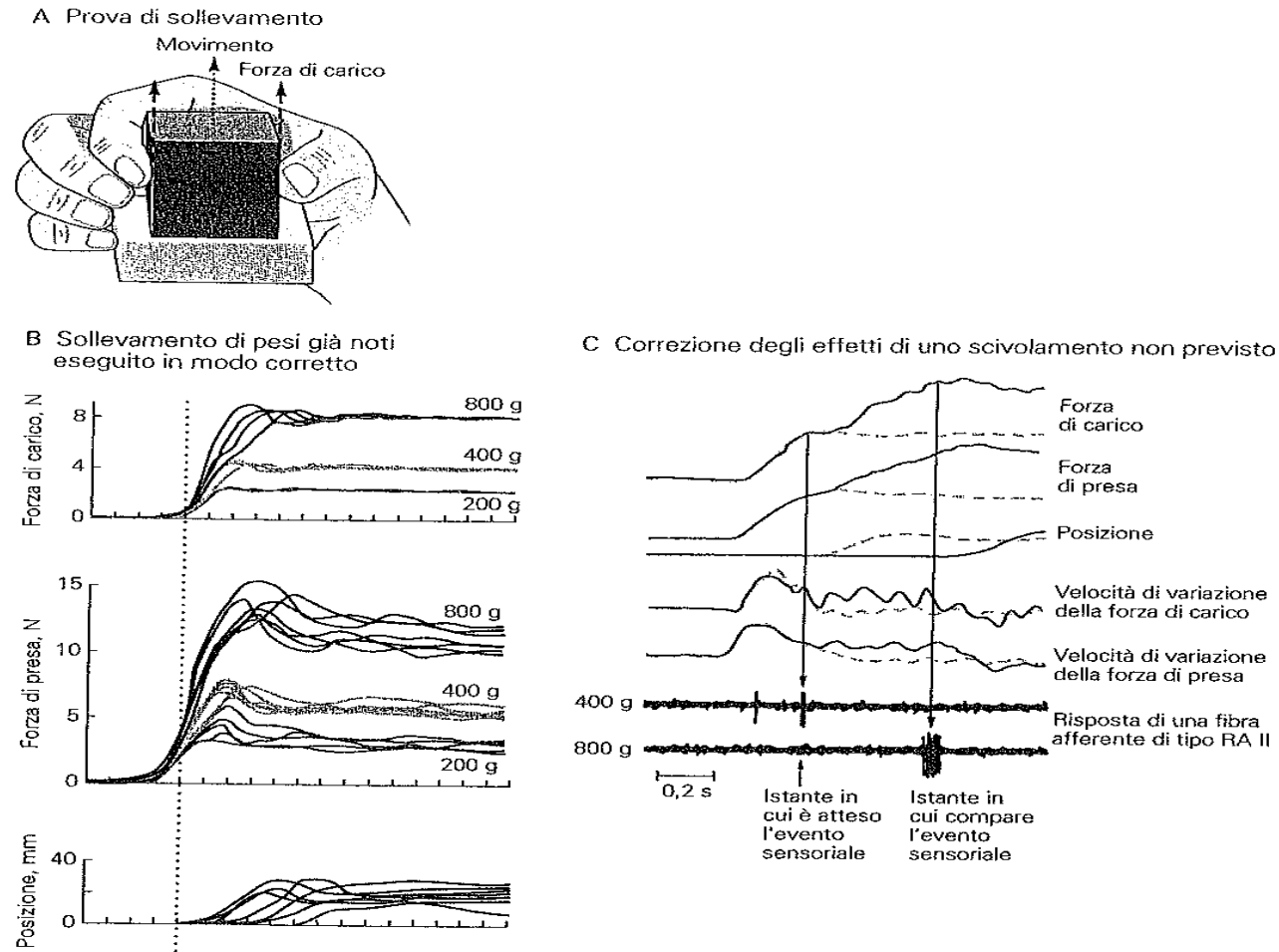


Figura 33.6 Quando viene sollevato un oggetto sdruciolevole, vengono usati meccanismi di controllo a feed-back e a feed-forward.

A. Il soggetto solleva un oggetto da un tavolo. I recettori sensoriali rilevano la forza di carico applicata all'oggetto per vincere la gravità e l'inerzia, la forza della presa ed il movimento in direzione verticale. La scarica dei recettori viene registrata mediante microelettrodi inseriti in corrispondenza di assoni dei nervi periferici identificati funzionalmente. Questa tecnica è stata denominata microneuronografia.

B. Quando il soggetto conosce già il peso dell'oggetto, le forze che vengono applicate sono adeguate per sollevare l'oggetto stesso. I tre gruppi di tracciati riportati in figura (ciascuno dei quali è stato ottenuto da 24 repliche della prova test) si riferiscono alla forza di carico, alla forza di presa e alla posizione di tre oggetti di peso diverso (200, 400 e 800 g) sollevati dal soggetto.

La forza di presa aumenta in proporzione al peso dell'oggetto e varia in modo graduato secondo un profilo di forza pre-programmato. (Si noti che i profili di forza hanno la stessa forma ma ampiezze diverse.)

C. Quando il peso è più elevato di quello atteso dal soggetto, l'oggetto tende a scivolare dalle dita. Dopo aver fatto sollevare in parecchie prove un oggetto di 400 g (linee tratteggiate), al soggetto veniva dato un oggetto di 800 g (linee continue). Nel corso di ogni prova di sollevamento dell'oggetto di 400 g, l'attivazione di un corpuscolo del Pacini genera a livello di una fibra afferente una raffica di potenziali d'azione che dà l'avvio alla fase di sostegno dell'oggetto e durante la quale la forza di presa rimane costante. Quando viene sollevato l'oggetto di 800 g, l'assenza di questa scarica dovuta allo scivolamento dell'oggetto innesca un aumento lento della forza che ha termine quando comincia il movimento (il sollevamento dell'oggetto).

Elementi basilari del movimento

Il SNC scompone un movimento complesso in elementi elementari dalle caratteristiche spaziali e temporali molto stereotipate

come disegnare (Fig 33.7)

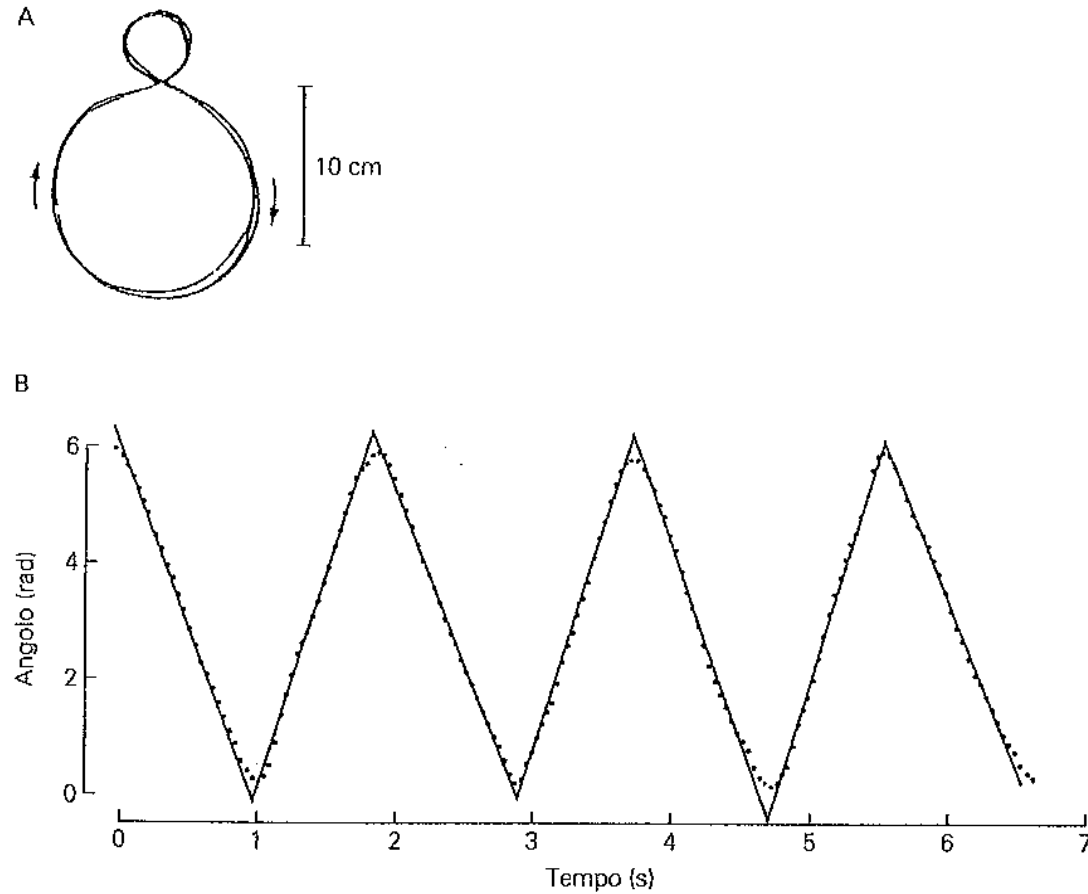


Figura 33.7 I movimenti complessi sono composti da segmenti di movimenti distinti. (Da Lacquaniti, Terzuolo e Viviani, 1983.)

A. Numero "otto" tracciato da un soggetto.

B. Il movimento continuo necessario per tracciare il numero otto è costituito da una serie di spostamenti angolari della mano che aumentano e diminuiscono regolarmente. Queste variazioni hanno luogo ad intervalli regolari durante i quali la mano compie approssimativamente la stessa rotazione angolare (*isogonia*). La durata di ciascun movimento della mano è la stessa indipendentemente dal percorso compiuto dalla mano stessa. A quest'ultima caratteristica è stato dato il nome di *isocronia*. Ricerche

condotte su movimenti più complessi, quali quelli eseguiti per fare una serie di scarabocchi casuali, hanno dimostrato che anch'essi presentano una segmentazione simile. Questi studi hanno messo in evidenza anche l'esistenza di una relazione stabile fra la velocità di movimento della mano e grado di curvatura della sua traiettoria. La velocità varia come una funzione continua della curvatura, elevata alla potenza di $2/3$. Questa regola della potenza dei $2/3$ vale praticamente per tutti i movimenti e comporta un rallentamento obbligatorio del movimento della mano se i segmenti di movimento hanno maggiore curvatura ed un aumento della sua velocità quando i segmenti di movimento sono rettilinei.

Il tempo di reazione (TR) varia in funzione del tipo e della quantità di informazioni che vengono elaborate

Tempo di Reazione (TR)

- Intervallo fra la presentazione di uno stimolo e l'inizio della risposta motoria collegata a quello stimolo
- La durata del TR è relativa al contesto:
 - Al tipo di stimolazione (caratteristiche fisiche: luce suoni ecc)
 - Ai diversi sensori (caratteristiche biofisiche: tatto, udito ecc)
 - Ai diversi compiti motori (probabilità di presentazione degli stimoli, intervallo temporale fra gli stimoli)
- La durata del TR è relativa al soggetto:
 - età, conoscenza del compito (movimenti pre-programmati), attenzione

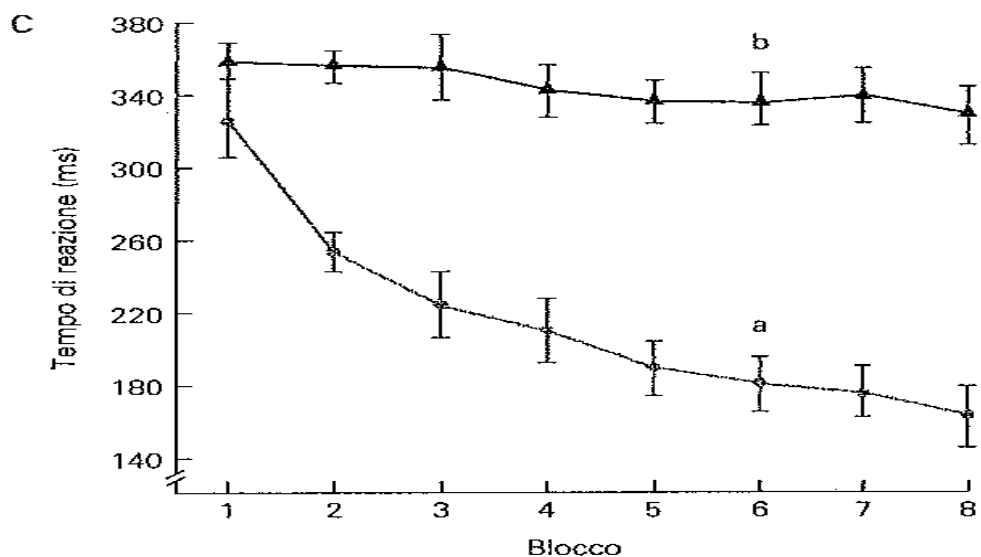
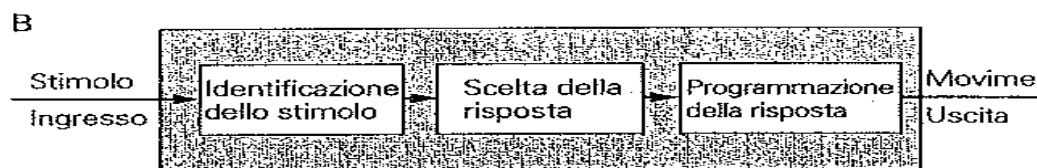
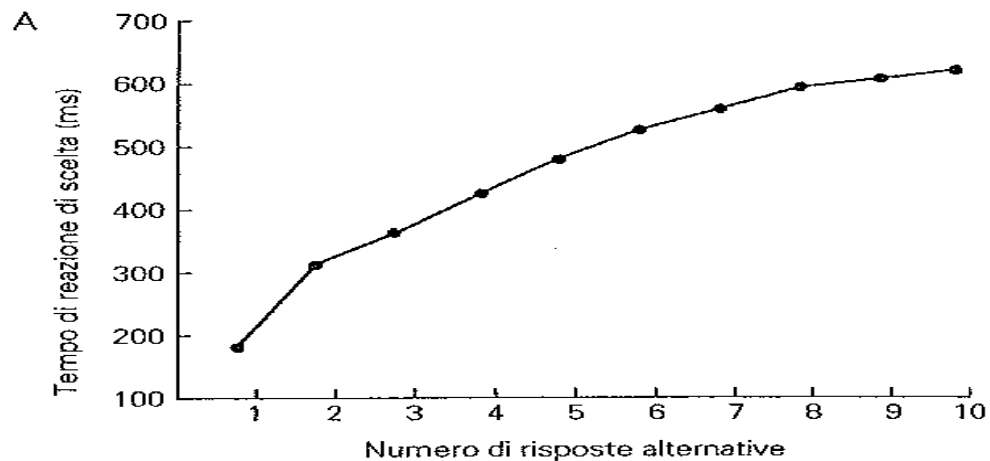


Figura 33.8 Il tempo di reazione aumenta con l'aumento del numero di scelte possibili e diminuisce con l'apprendimento.

A. Il tempo di reazione aumenta in modo non lineare con l'aumento del numero di risposte alternative che il soggetto può dare.

B. Secondo questo modello non più recente ma pur tuttavia ancora utile, fra la presentazione dello stimolo e la risposta motoria possono essere distinte tre fasi: l'identificazione dello stimolo, la scelta della risposta e la programmazione della risposta scelta.

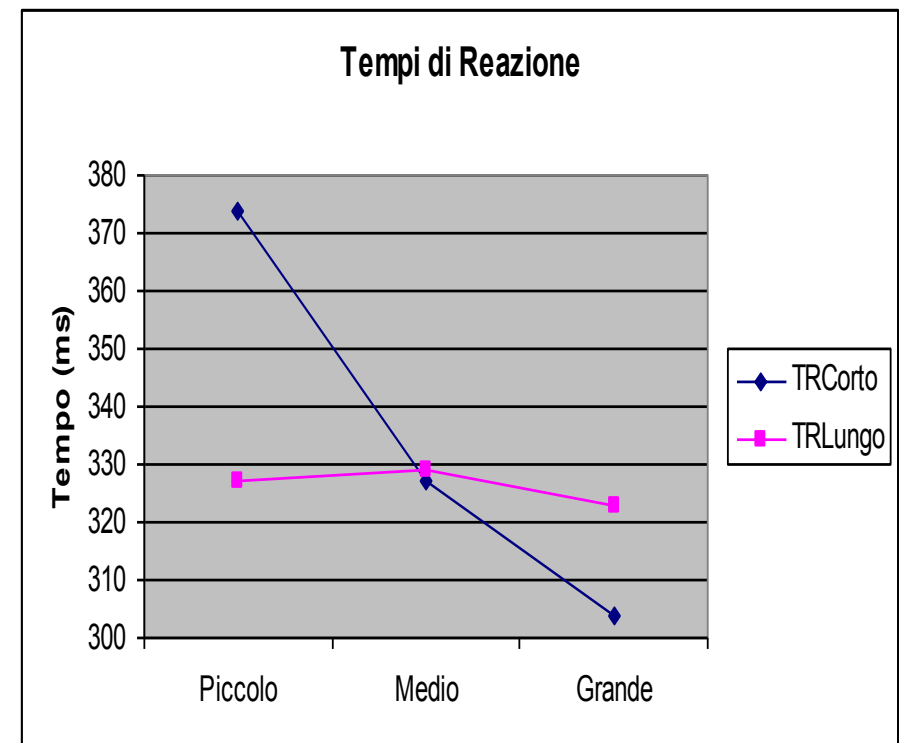
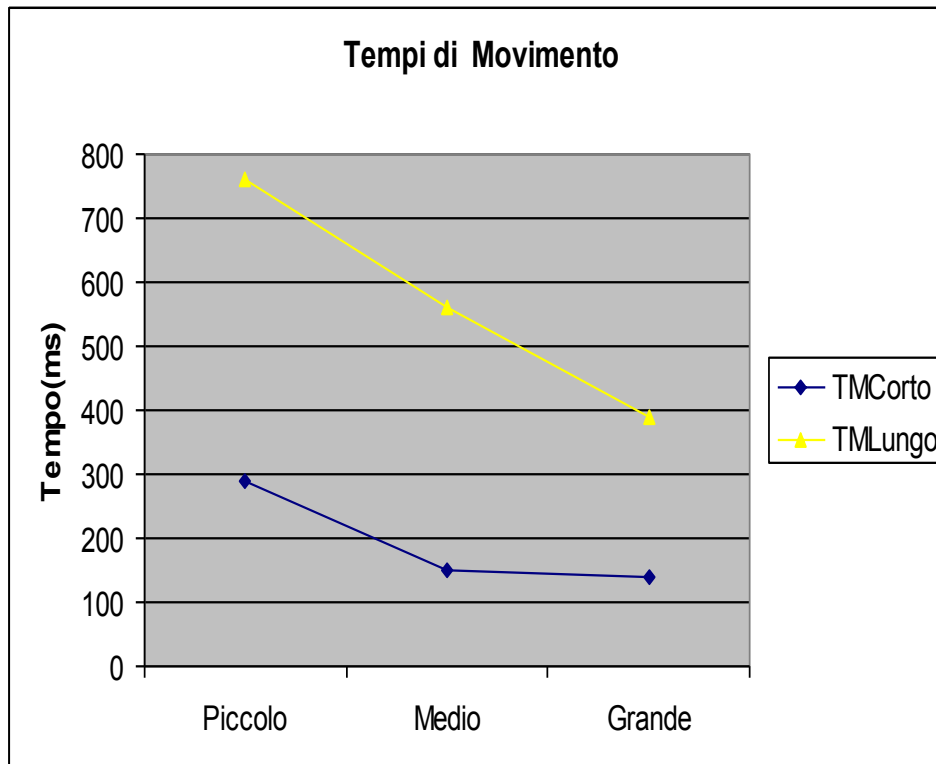
C. Il tempo di reazione diminuisce con l'apprendimento perché gli stimoli diventano prevedibili. Nel grafico ciascun blocco rappresenta 10 repliche di una sequenza di 10 prove. Nel corso di ciascuna prova uno stimolo luminoso veniva presentato in corrispondenza di una sede fra quattro possibili ed i soggetti dovevano premere un pulsante posto al di sotto dello stimolo luminoso. Con un gruppo di soggetti (a) in un blocco veniva ripetuta la stessa sequenza di 10 prove e si osservava una notevole riduzione del tempo di reazione. Con un altro gruppo di soggetti (b) la posizione dello stimolo variava in ogni prova in modo casuale e non si osservava nessuna significativa riduzione del tempo di reazione.

Anche il tempo è pianificato: considera TM e TR

TM: in relazione lineare con ampiezza del movimento e dimensioni del target

TR: in relazione lineare con le dimensioni del target ma solo per movimenti brevi e veloci (movimenti balistici)

DEVO PREPROGRAMMARE!



Perchè questo?

- TR è in relazione lineare con ampiezza del movimento e dimensioni del target solo per movimenti balistici in quanto solo in questo caso una pre-programmazione del movimento è necessaria
- Nei movimenti ampi è possibile (c'è abbastanza tempo) utilizzare informazione di ritorno (feedback) durante l'azione stessa

TR volontari

- Risposte volontarie a stimoli propriocettivi (80-120 ms)
- Riflessi monosinaptici a stiramenti muscolari (40 ms)
- Risposte a stimoli visivi (150-180 ms)

Nei movimenti volontari la velocità è inversamente correlata con la precisione

- I movimenti rapidi sono meno accurati di quelli lenti:
 - Per i movimenti rapidi c'è meno tempo a disposizione per le correzioni a feedback (spesso il tempo dei movimenti rapidi è inferiore al tempo di reazione)
 - Per movimenti rapidi più motoneuroni vengono reclutati in breve tempo creando una maggior variabilità del movimento
 - Es figura 33.10 relazione fra variabilità e velocità

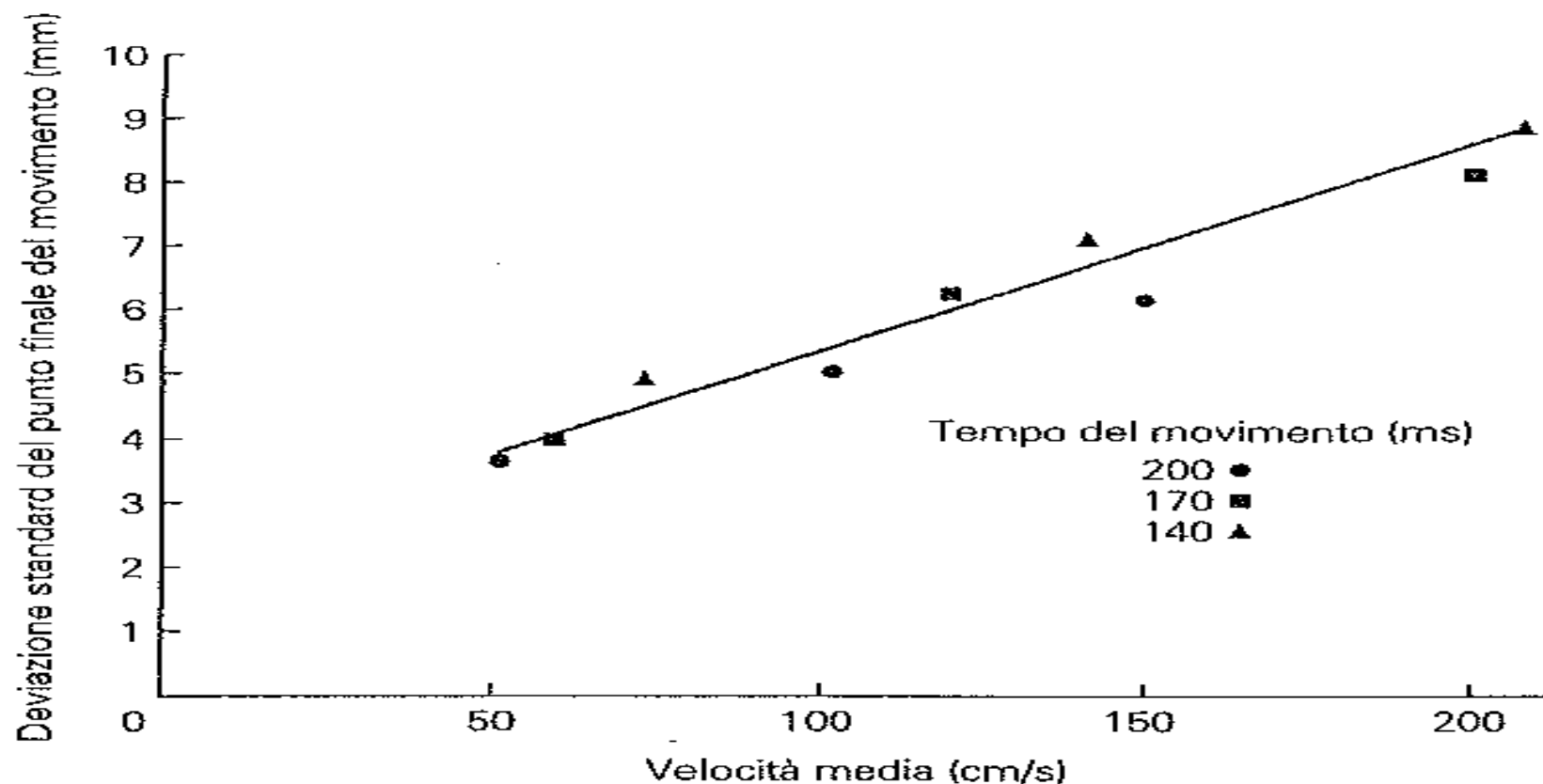
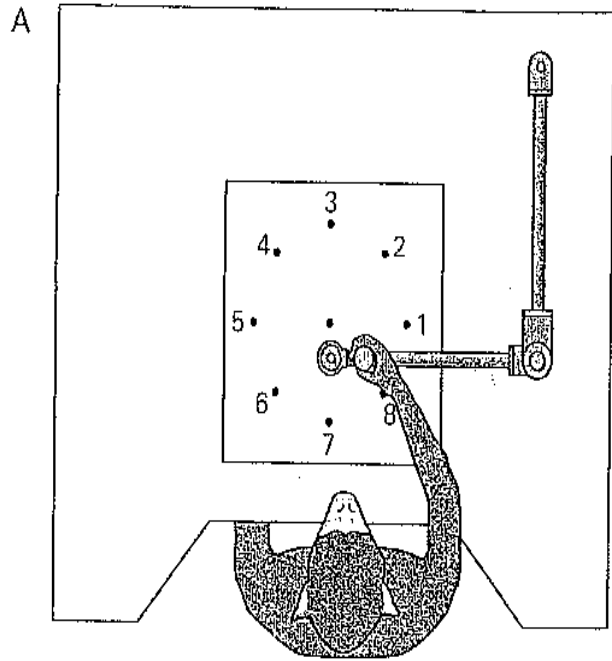


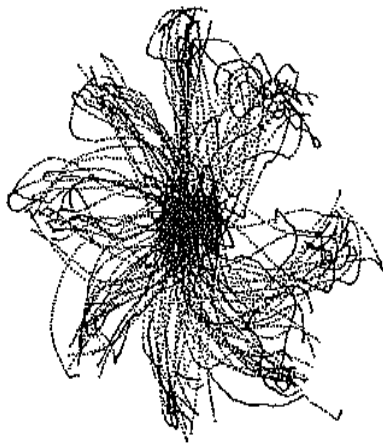
Figura 33.10 L'accuratezza del movimento varia in modo inversamente proporzionale alla sua velocità. I soggetti tenevano in mano uno stilo e dovevano colpire una sbarretta rettilinea disposta perpendicolarmente alla direzione in cui muovevano lo stilo. I soggetti non potevano vedere la mano e perciò non erano in grado di correggere il movimento. Per valutare la variabilità del movimento del braccio è stata utilizzata la deviazione standard dell'ampiezza dei movimenti che è stata riportata nel grafico in funzione del valor medio della velocità del movimento (per tre distinti tempi del movimento). Come si può osservare, la variabilità aumentava in funzione della velocità e quindi della forza che produceva il movimento. (Da Schmidt e collaboratori, 1979.)

L'effetto della pratica

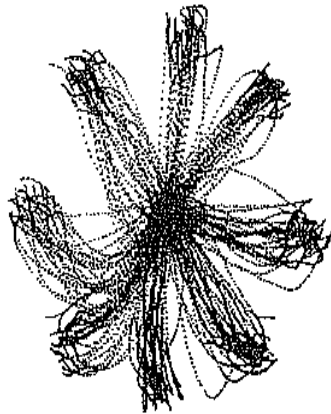
- Con la pratica anche movimenti veloci e movimenti di forza veloce diventano più precisi (Fig 33.11)
- Questo avviene sia perchè si apprende ad anticipare i movimenti sia perchè si impara a correggerli durante la loro esecuzione
- Elevati apprendimenti mostrano un eccezionale controllo del movimento e della sua anticipazione



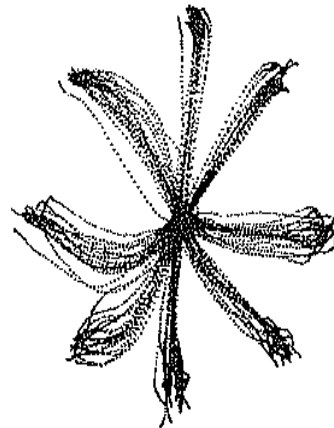
B



Dopo 16 giorni



Dopo 24 giorni



Dopo 35 giorni

10 mm

Figura 33.11 L'accuratezza del movimento di raggiungimento aumenta con l'apprendimento.

A. Una scimmia veniva fatta sedere davanti ad un tavolo e doveva muovere sulla superficie del tavolo (partendo dalla posizione riportata nella figura) una maniglia posta all'estremità di un dispositivo meccanico, dotato di un braccio snodato, per raggiungere diversi bersagli (indicati con i numeri 1-8) disposti in modo da formare un cerchio. La scimmia doveva spostare la maniglia dal centro del cerchio verso il bersaglio illuminato dall'accensione di una lampada e doveva coprirlo con un cerchio di plexiglass situato all'estremità del dispositivo.

B. Registrazioni delle traiettorie dei movimenti di una scimmia in fasi successive di addestramento. Le traiettorie diventavano progressivamente più rettilinee con la pratica e parallelamente aumentava l'accuratezza dei movimenti, come risulta dalla diminuzione della dispersione (variabilità) delle traiettorie. (La persistenza delle curvature nelle traiettorie dei movimenti diretti verso i bersagli 4, 5 e 6 dipende dai vincoli meccanici dell'apparato sperimentale.)

I sistemi motori sono organizzati in maniera gerarchica

- La capacità mostrata dai sistemi motori di eseguire movimenti precisi ad alta velocità deriva da:
 1. Organizzazione funzionale fra
 1. midollo spinale (che coinvoglia info sensoriali con motoneuroni), tronco encefalo e proencefalo
 2. Analisi delle informazioni di sistemi diversi che operano in parallelo (Fig 33.12)

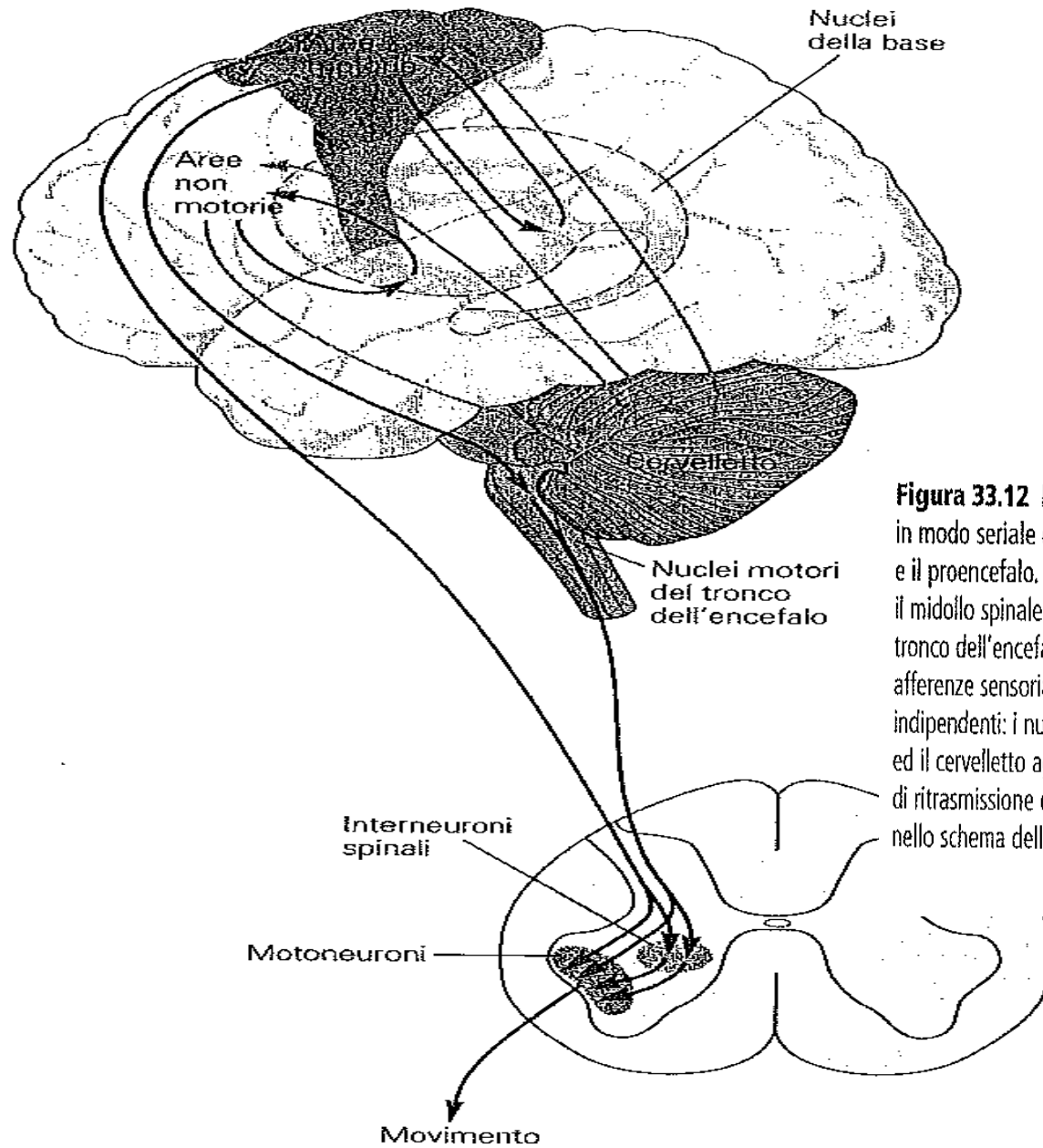
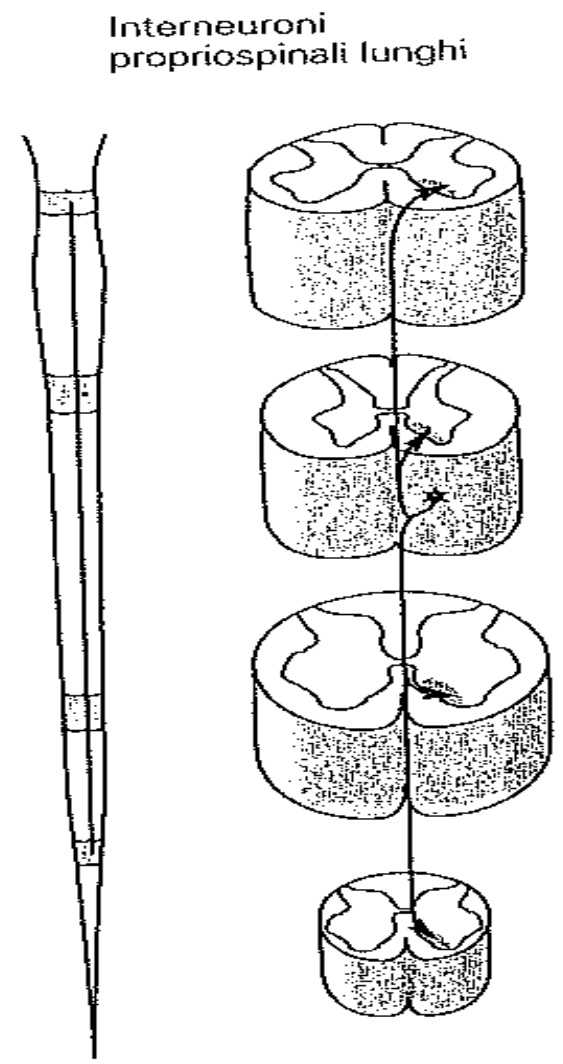
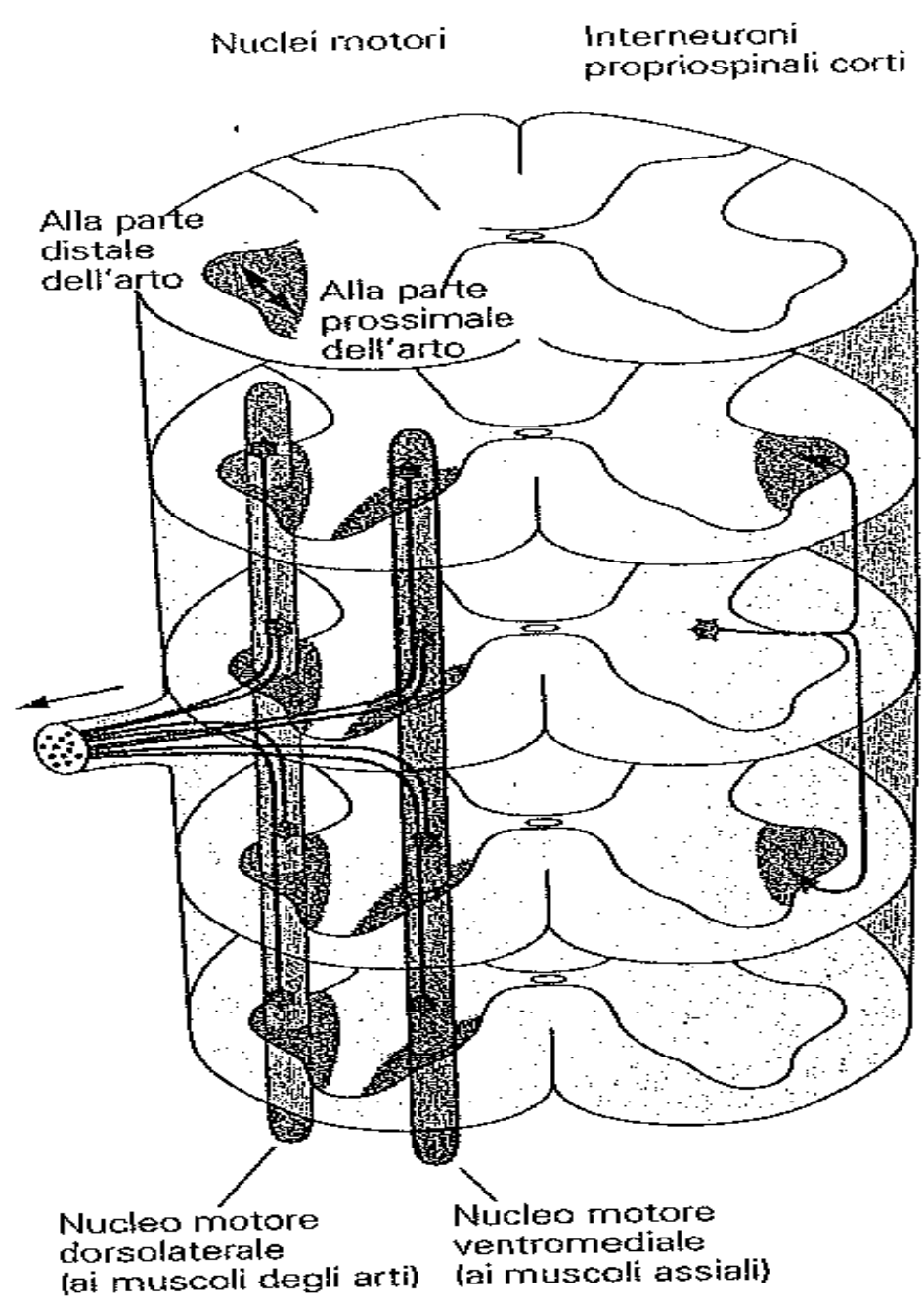


Figura 33.12 I sistemi motori hanno tre livelli di controllo organizzati in modo seriale e in parallelo: il midollo spinale, il tronco dell'encefalo e il proencefalo. Le aree motorie della corteccia cerebrale possono influenzare il midollo spinale sia direttamente che attraverso i sistemi discendenti del tronco dell'encefalo. Tutti e tre i livelli di controllo dei sistemi motori ricevono afferenze sensoriali e vengono influenzati da due sistemi sottocorticali indipendenti: i nuclei della base ed il cervelletto. (I nuclei della base ed il cervelletto agiscono sulla corteccia cerebrale attraverso nuclei di ritrasmissione del talamo, che per chiarezza non sono stati riportati nello schema della figura.)

Midollo spinale

- Rappresenta il livello + basso di questa organizzazione gerarchica
- Contiene i circuiti neuronali che regolano i riflessi ed i movimenti automatici di tipo ritmico (locomozione)
- Il circuito + semplice è monosinaptico (neurone sensitivo primario e motoneurone), + complessi sono polisinaptici
- Interneuroni e motoneuroni ricevono anche connessioni da assoni provenienti da centri superiori

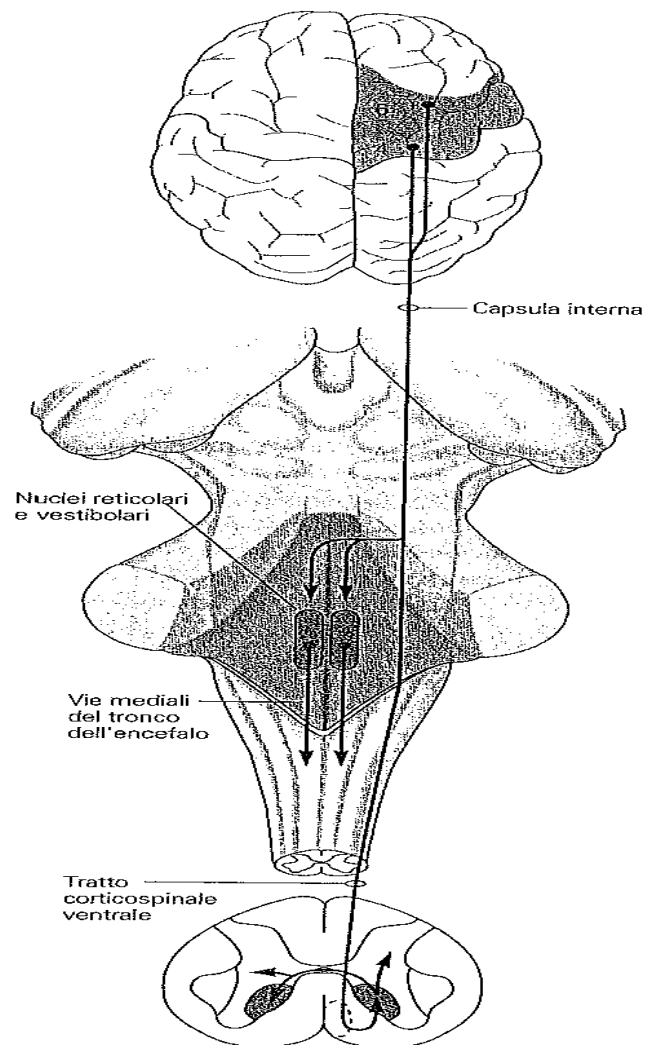


- I segnali trasmessi da neuroni sovraspinali possono modificare le risposte riflesse
- Possono coordinare i movimenti
 - Esempio flessione di una articolazione: comandi discendenti attivano il muscolo flessore e inibiscono (via interneuroni) il muscolo estensore (antagonista)
- Tutti i comandi motori convergono sui motoneuroni i cui assoni lasciano il midollo spinale per innervare i muscoli scheletrici (detta via finale comune di tutte le azioni motorie)

Tronco dell'encefalo

- Due sistemi di neuroni, mediali e laterali ricevono afferenze dalla corteccia cerebrale e dai nuclei sottocorticali che proiettano al midollo spinale
- Mediali: controllo della postura e integrano info visive vestibolari e somatosensitive
- Laterali: controllo muscoli distali degli arti (movimenti finalizzati specialmente arti sup)

A Tratto corticospinale ventrale



B Tratto corticospinale laterale

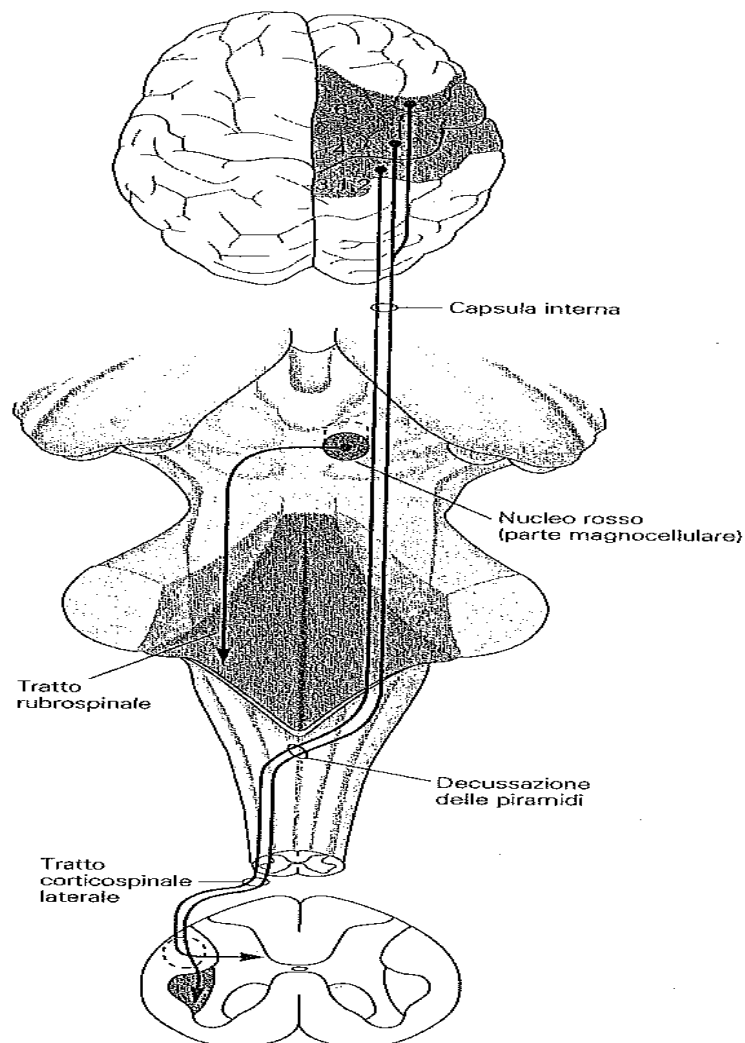


Figura 33.15 La corteccia cerebrale controlla direttamente i motoneuroni del midollo spinale attraverso due vie discendenti.

A. Il tratto corticospinale ventrale prende origine principalmente dai neuroni premotori dell'area 6 di Brodmann e dalle regioni dell'area 4 che controllano il collo ed il tronco. Le fibre discendenti terminano bilateralmente nel midollo spinale ed inviano collaterali alle vie mediali del tronco dell'encefalo.

B. Il tratto corticospinale laterale si origina da due aree motorie (aree 4 e 6

di Brodmann) e da tre aree sensitive (3, 2 e 1). Esso attraversa la linea mediana a livello della decussazione delle piramidi, discende nella colonna dorsolaterale e termina nella sostanza grigia del midollo spinale. Le fibre provenienti dalla corteccia somatosensitiva terminano principalmente a livello della porzione mediale del corno dorsale. Tuttavia, rami collaterali proiettano ai nuclei delle colonne dorsali. Queste terminazioni permettono ai centri superiori di modificare attivamente i segnali sensitivi.

Corteccia

- Livello + alto
- Corteccia motrice primaria e aree premotorie
- Proiettano direttamente al midollo spinale
- Aree premotorie importanti per la coordinazione e la prepianificazione di movimenti complessi

Organizzazione generale

- La grande varietà dei circuiti riflessi presenti nel midollo spinale e nel tronco dell'encefalo semplifica le istruzioni che la corteccia cerebrale deve inviare ai livelli inferiori
- La selezione dei tempi di attivazione dei muscoli (agonisti e antagonisti) viene quindi operata dai circuiti spinali e non necessariamente a livello centrale
- Questi schemi spinali sono relativamente stereotipati (animali spinalizzati se sorretti possono camminare ma non possono anticipare movimenti in presenza di un'ostacolo)
- Movimenti anticipati provengono dalla corteccia che sopprime l'attività del circuito oscillatorio che coordina la locomozione.

Elaborazione in parallelo del movimento

- Quanto tempo occorre per specificare un programma motorio?
 1. Parametri motori (velocità ampiezza direzione) possono essere specificati singolarmente
 2. La velocità di elaborazione seriale è più lenta di quella in parallelo
- 1- Più informazione abbiamo su come eseguire un movimento e più è breve il nostro tempo di reazione
 - Direzione ampiezza: TR brevi se conosco ambedue in anticipo. TR lunghi se non so.
- 2- Per azioni poco conosciute e veloci attuiamo una elaborazione in parallelo

Il movimento viene eseguito dai motoneuroni spinali

- Disposizione spaziale dei motoneuroni e interneuroni:
 - I motoneuroni che innervano i muscoli più prossimali si trovano nel midollo in posizione ventromediale (tronco)
 - I motoneuroni che innervano i muscoli più distali si trovano nel midollo in posizione più dorsolaterale (arti)
- Questa organizzazione fa sì che si possa eseguire azioni e allo stesso tempo operare aggiustamenti posturali, e che i muscoli degli arti abbiano maggior indipendenza e possano presentare schemi di attivazione molto diversi fra loro

esempio

- Nell'azione di prensione attivazione dei muscoli della spalla + stereotipati mentre abbiamo grande libertà di azione per schemi motori diversi da parte della mano e delle dita
- In particolare nota le sinergie neuromuscolari dell'azione delle dita che sono relativamente indipendenti fra loro

Il tronco dell'encefalo modula l'azione dei circuiti spinali

- Le vie mediali e laterali del tronco dell'encefalo:
 - Vie mediali che proiettano sulla parte ventromediale: controllo della postura (muscoli assiali)
 - Vie laterali che proiettano sulla parte laterale: controllo movimento arti e azioni di prensione (muscoli distali)

La corteccia cerebrale modula l'azione dei motoneuroni del tronco dell'encefalo e del midollo spinale

- L'esecuzione di atti motori complessi e movimenti fini dipende dai segnali di controllo provenienti dalle aree motorie della corteccia cerebrale
- La corteccia cerebrale influenza DIRETTAMENTE e INDIRETTAMENTE l'attività dei motoneuroni spinali

Una visione d'insieme

- Lo scopo principale dei complessi processi di elaborazione delle informazioni che hanno luogo nel sistema nervoso centrale (SNC) è quello di permetterci di interagire con il nostro ambiente
- Il movimento emerge da un sistema integrato di diversi sistemi (percettivi e motori)

- Lo studio del movimento in animali spinalizzati ha permesso di comprendere l'esistenza dei riflessi spinali come generatori di movimenti semplici e coordinati
- Questi movimenti non differiscono profondamente dai movimenti volontari come si credeva
- Sono movimenti relativamente stereotipati ma possono essere modificati da segnali provenienti dai livelli superiori del SNC

- Anche i movimenti volontari seppur modificabili ubbidiscono a delle regole ben definite
- I comandi motori sono organizzati in maniera gerarchica
 - Tronco dell'encefalo e riflessi spinali sono integrati nel creare movimenti automatici di controllo della locomozione e della postura
 - Aree corticali interconnesse fra loro proiettano sul tronco dell'encefalo e midollo spinale dando vita ai movimenti volontari complessi

- A differenza dei livelli inferiori dei sistemi motori, le aree motorie corticali vengono influenzate oltre che dalle afferenze sensoriali anche da aree prefrontali integrandosi con informazioni già immagazzinate (conoscenze acquisite in precedenza)
- La corteccia cerebrale controlla direttamente i motoneuroni che innervano i muscoli
- Le vie sono ridondanti rendendo possibile l'apprendimento e i recuperi funzionali in caso di lesioni

- Interessante notare che per il controllo dei movimenti delle mani e delle dita esiste una via diretta data dalla proiezione della corteccia motrice primaria ai motoneuroni che innervano i muscoli distali
- La perdita di funzionalità di questa via equivale ad una perdita dei movimenti fini (manipolazione di oggetti)
-

- Esiste una mappa somatotopica del corpo che si mantiene coerente lungo tutta la via del sistema motorio (dalla corteccia ai muscoli distali)
- Queste mappe generano i programmi motori
- I programmi motori vengono continuamente affinati con l'apprendimento
- Studi di imaging hanno mostrato la plasticità del sistema motorio durante l'apprendimento di movimenti
- Apprendimento motorio si può attuare attraverso la pratica l'osservazione l'immaginazione di un movimento