

Università degli Studi di Roma “La Sapienza”

**FISIOLOGIA  
UMANA**

*Controllo riflesso e volontario del movimento*  
*Meccanismi spinali della coordinazione motoria*

Dipartimento di Fisiologia e Farmacologia



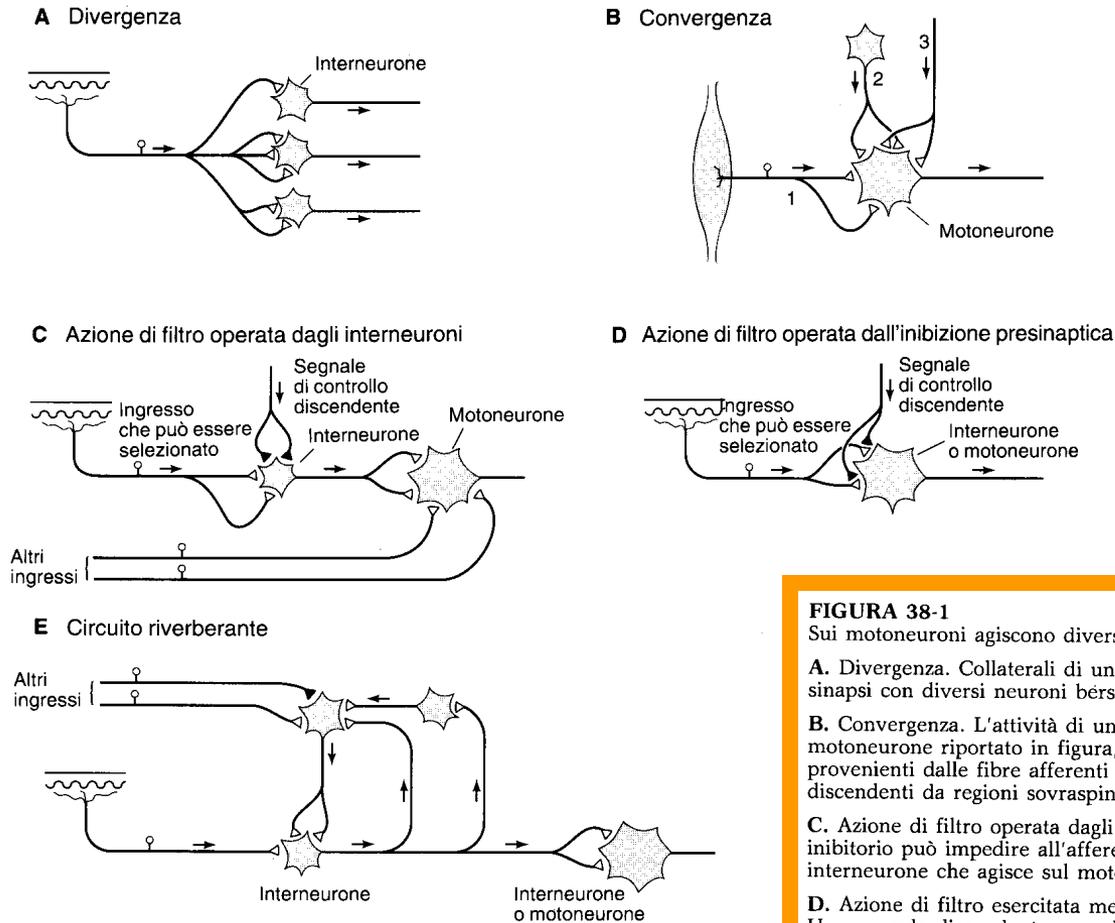
Le vie riflesse sono costituite da *neuroni afferenti primari*, da *motoneuroni* e da uno o più *interneuroni*

Le connessioni convergenti e divergenti sono alla base delle vie riflesse.

Convergenza: elaborazione di segnali provenienti da diversi neuroni da parte di un singolo neurone. *La convergenza di segnali discendenti su interneuroni che ricevono segnali da recettori periferici consentono ai centri nervosi superiori di controllare l'espressione del comportamento riflesso*

Divergenza: distribuzione dell'output di un singolo neurone a vari neuroni bersaglio attraverso ramificazioni dell'assone

Le reti convergenti e divergenti delle vie riflesse svolgono un ruolo nell'organizzazione del timing del comportamento riflesso (circuito riverberante).



**FIGURA 38-1**

Sui motoneuroni agiscono diversi tipi di circuiti interneuronali.

**A. Divergenza.** Collaterali di un singolo neurone contraggono sinapsi con diversi neuroni bersaglio.

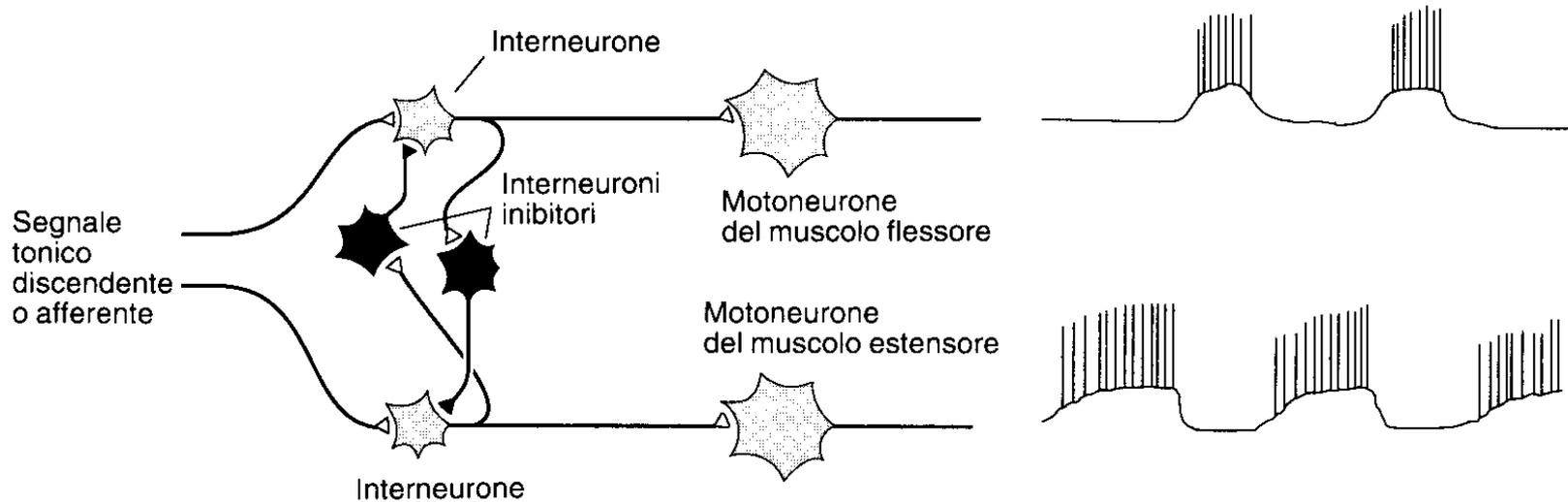
**B. Convergenza.** L'attività di un singolo neurone, per esempio il motoneurone riportato in figura, dipende dalla somma dei segnali provenienti dalle fibre afferenti (1), da interneuroni (2) e da fibre discendenti da regioni sovraspinali (3).

**C. Azione di filtro operata dagli interneuroni.** Un comando inibitorio può impedire all'afferenza periferica di far scaricare un interneurone che agisce sul motoneurone.

**D. Azione di filtro esercitata mediante inibizione presinaptica.** Un comando discendente, agendo sulle terminazioni presinaptiche di fibre afferenti, può permettere od impedire la ritrasmissione di segnali afferenti.

**E. Circuiti riverberanti.** Collaterali assoniche rieccitano lo stesso neurone per il tramite di interneuroni eccitatori e quindi assicurano il prolungamento della risposta riflessa.

## F Attività alternata ritmica



**F. Modello a semi-centro di attività ritmica alternata di motoneuroni dei muscoli flessori e dei muscoli estensori.** I motoneuroni dei muscoli flessori e dei muscoli estensori, insieme ai rispettivi interneuroni, costituiscono due semi-centri. Si assume che i due semi-centri si inibiscano reciprocamente, per cui, quando uno di essi è attivo, l'altro diventa inattivo. Segnali afferenti tonici eccitano gli interneuroni di entrambi i semi-centri, ma in ogni istante, per fluttuazioni casuali dell'eccitabilità degli interneuroni o per l'arrivo di altri segnali, un semi-centro finisce con il dominare sull'altro e quindi lo inibisce. Perché venga generata un'attività ritmica occorre un meccanismo in grado di commutare l'attività da un semi-centro all'altro. Un possibile meccanismo di commutazione potrebbe essere costituito da una limitazione intrinseca della durata dell'inibizione esercitata dal semi-centro attivo, che avrebbe l'effetto di diminuire l'inibizione dell'altro semi-centro, che così potrebbe diventare attivo. (Modificata, da Pearson, 1976).

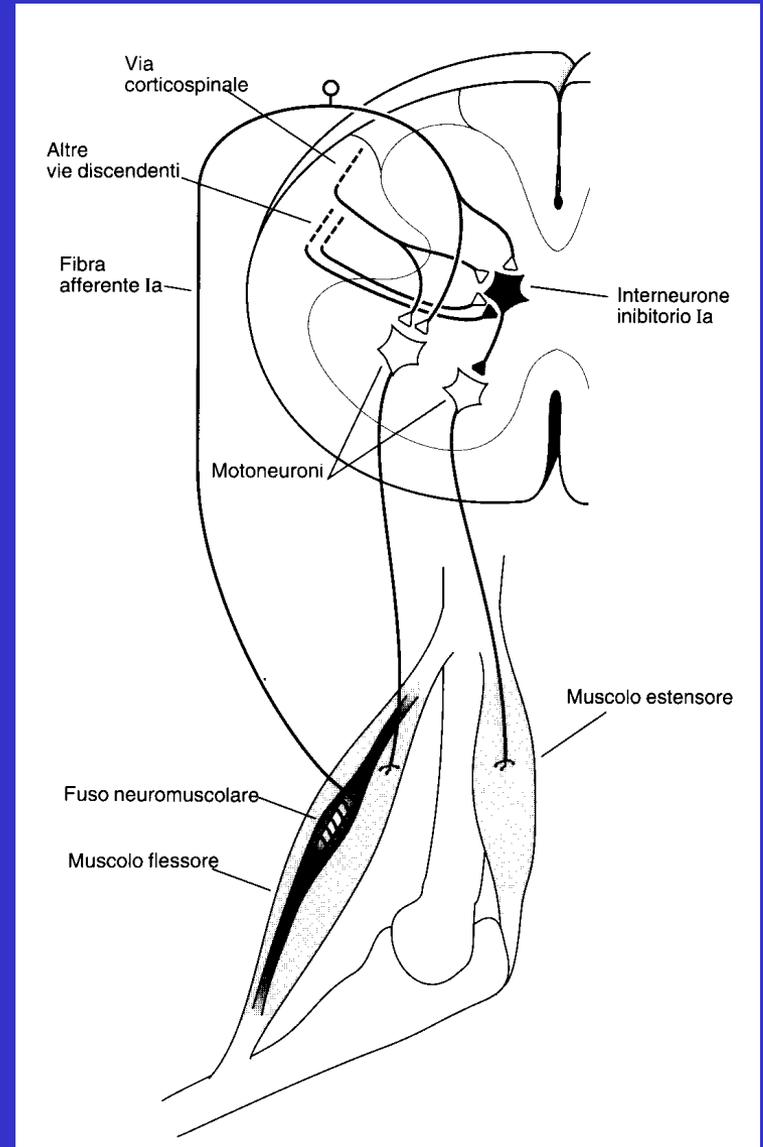
L'attività dei muscoli che agiscono su un'articolazione viene coordinata da interneuroni inibitori.

Le fibre Ia stabiliscono connessioni con:

- i) i motoneuroni del m. omonimo;
- ii) i motoneuroni dei m. sinergici
- iii) gli interneuroni che inibiscono i m. antagonisti

La modulazione dell'inibizione reciproca determina il meccanismo di *CO-CONTRAZIONE* muscolare

Gli interneuroni inibitori Ia (I.I. Ia) coordinano l'attività dei muscoli che esercitano azioni meccaniche opposte. Tale tipo di coordinazione è utile per il riflesso da stiramento, come anche per i movimenti volontari. I motoneuroni corticali inviano collaterali ai neuroni inibitori dei m. antagonisti, che quindi non devono essere controllati direttamente.

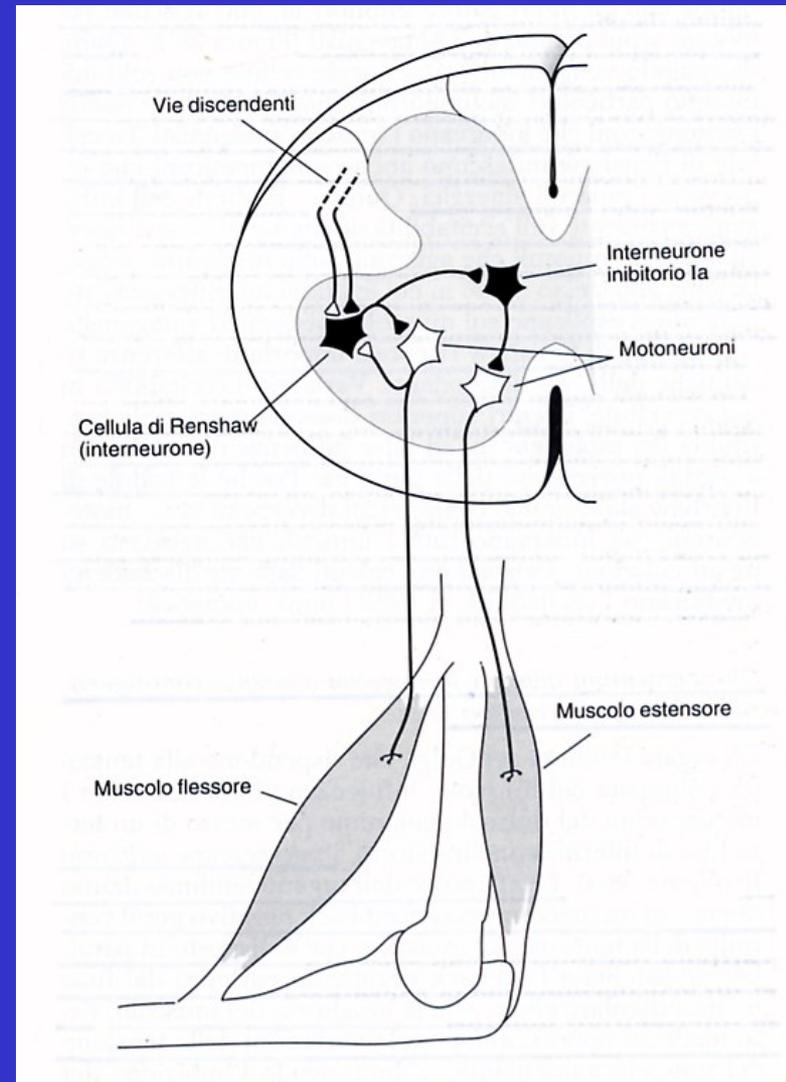


Gli interneuroni inibitori di Renshaw, (I.I. Renshaw) posti a livello del corno ventrale, stabiliscono connessioni con vari gruppi di motoneuroni, compresi quelli dai quali ricevono afferenze. L'inibizione ricorrente tende a stabilizzare la frequenza di scarica dei motoneuroni.

Gli I.I. Renshaw:

i) inibiscono gli (I.I. Ia) che agiscono sui m. antagonisti (disinibiscono i m. antagonisti);

ii) inibiscono i m. sinergici

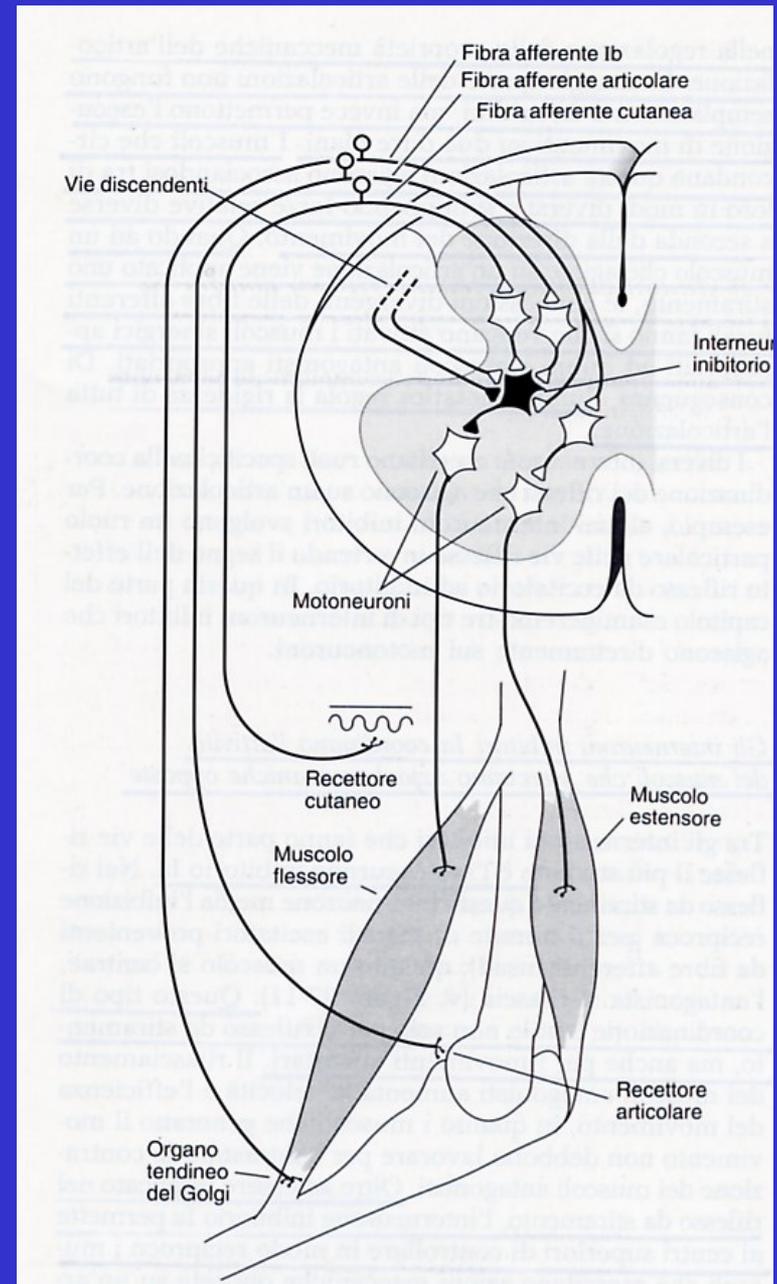


Gli interneuroni inibitori Ib (I.I. Ib) ricevono afferenze da:

i) organi tendinei di Golgi.

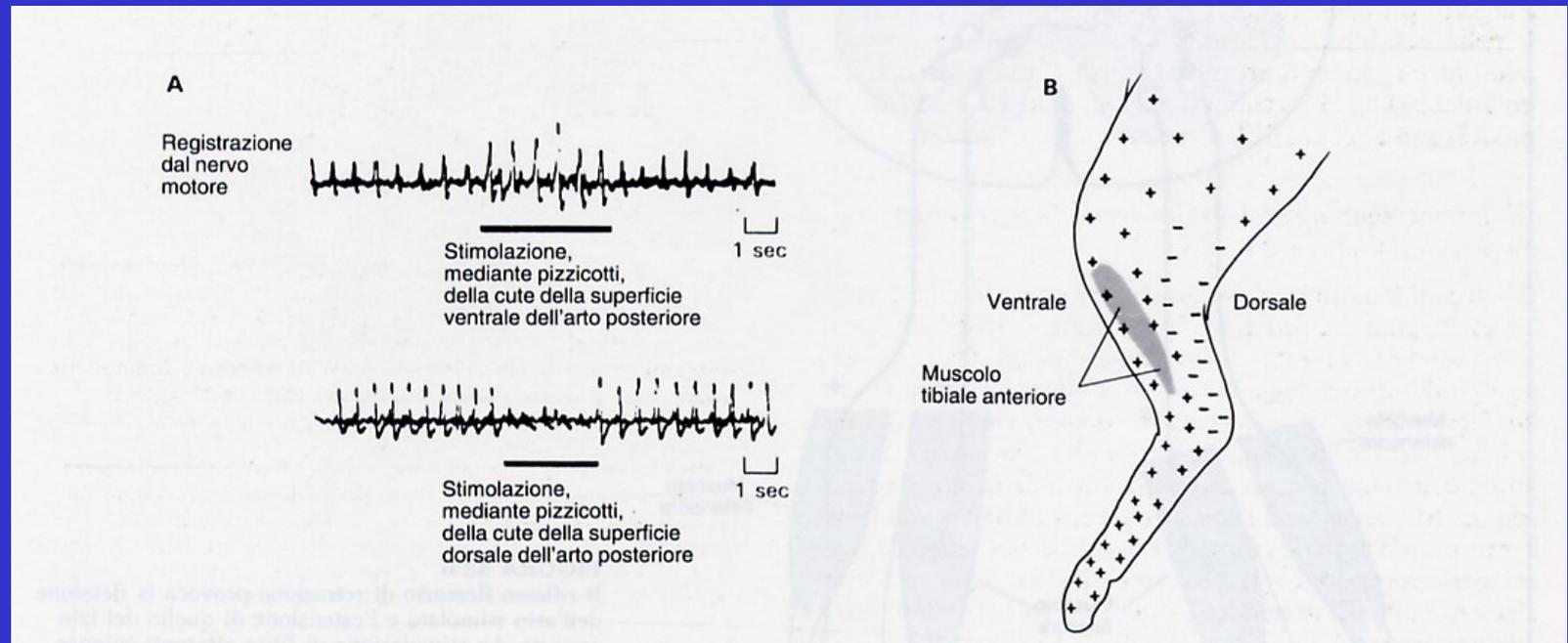
Le afferenze dall' **organo tendineo di Golgi** danno origine ad un controllo a **feed-back negativo** per il controllo della **tensione muscolare** che è posto in parallelo a quello a partenza dal **fuso neuromuscolare** che regola la **lunghezza del muscolo**

- ii) fibre Ia fusali
- iii) cute
- iv) articolazioni
- v) vie discendenti



Gli stimoli cutanei evocano riflessi complessi che svolgono funzioni protettive e posturali.

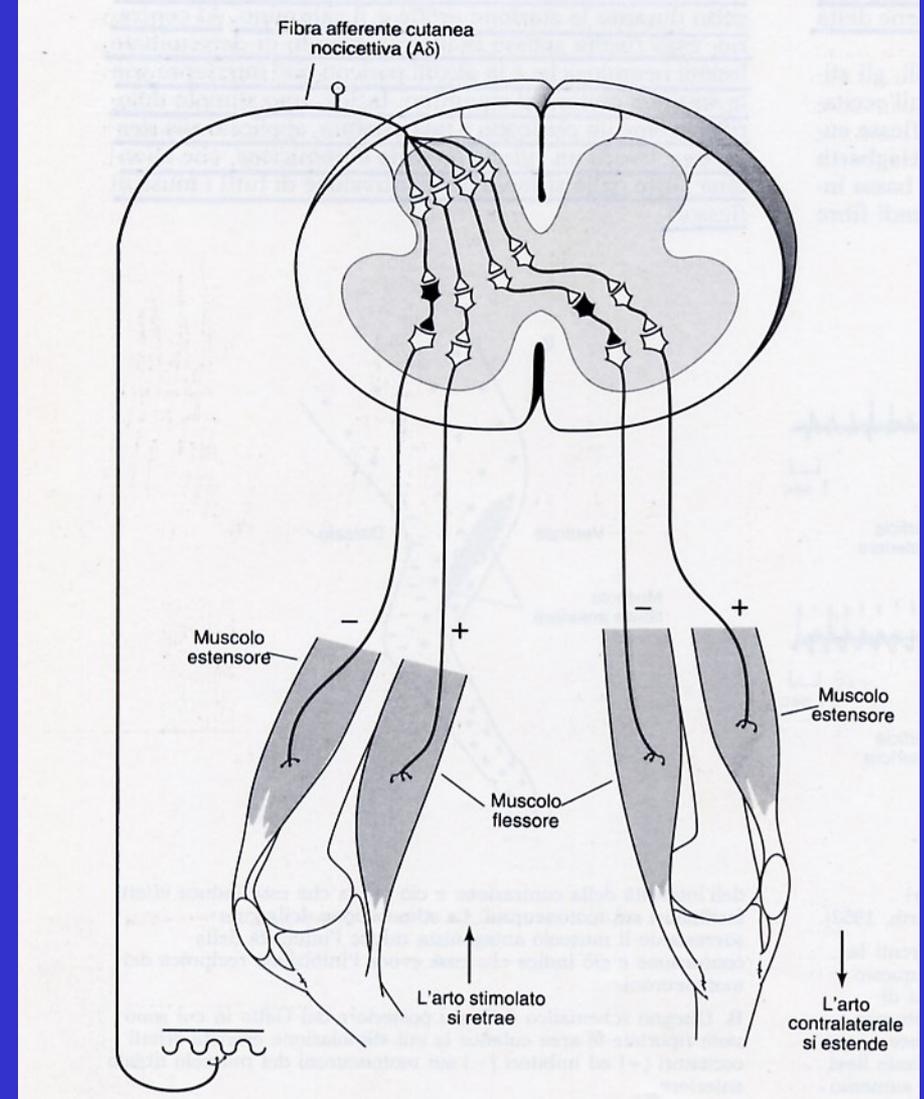
La stimolazione cutanea di molte aree cutanee determina la contrazione di particolari gruppi di muscoli (disposti in genere al di sotto dell'area cutanea stimolata; es. riflessi addominali: T5-T12). Tale relazione spaziale viene detta SEGNO LOCALE. La stessa stimolazione inibisce i muscoli antagonisti a quelli stimolati.



Le vie che mediano il **riflesso flessorio** coordinano i movimenti di tutto l'arto.

Durante l'elicitazione di un **riflesso flessorio** (stimolo nocivo):

- i) si contraggono i m.flessori ipsilaterali all'arto stimolato
- ii) i m. estensori ipsilaterali vengono inibiti
- iii) i m.flessori contralaterali all'arto stimolato vengono inibiti
- iv) i m. estensori contralaterali si contraggono  
(Riflesso di estensione crociata)



I segnali afferenti propriocettivi e **cutanei** facilitano e potenziano l'attività dei circuiti spinali che codificano il movimento

Esistono circuiti spinali che generano attività locomotorie ritmiche (assieme al riflesso flessorio e a quello da grattamento)

Il cammino è costituito da un'alternanza ritmica di contrazione dei muscoli flessori e di quelli estensori.

Il ciclo del passo presenta due fasi:

- i) Fase di oscillazione (m. flessori)
- ii) Fase di appoggio (m. flessori)

I generatori centrali di schemi motori sono innati ed insiti nell'architettura della circuitistica spinale

I generatori centrali del passo sono accoppiati in maniera precisa (uno per arto).

Nei gatti spinali l'iniezione endovenosa di L-DOPA è in grado di provocare la locomozione, analogamente è in grado di evocare attività ritmica nel riflesso flessorio

I circuiti spinali responsabili della locomozione sono attivati da segnali tonici discendenti provenienti dal tronco dell'encefalo.

Nei gatti decerebrati la stimolazione tonica di una regione (Regione Locomotoria Mesencefalica) permetteva agli animali di camminare normalmente se posti su piattaforma mobile. L'intensità della stimolazione determinava locomozione a velocità diverse.

La locomozione può essere evocata anche stimolando la Regione Locomotoria Subtalamica e la Regione Locomotoria Pontina.

La Locomozione necessita dell'integrazione di segnali provenienti da nuclei del tronco dell'encefalo, dalle vie reticolospinali, rubrospinale e corticospinale (equilibrio ed adattamento alle perturbazioni)

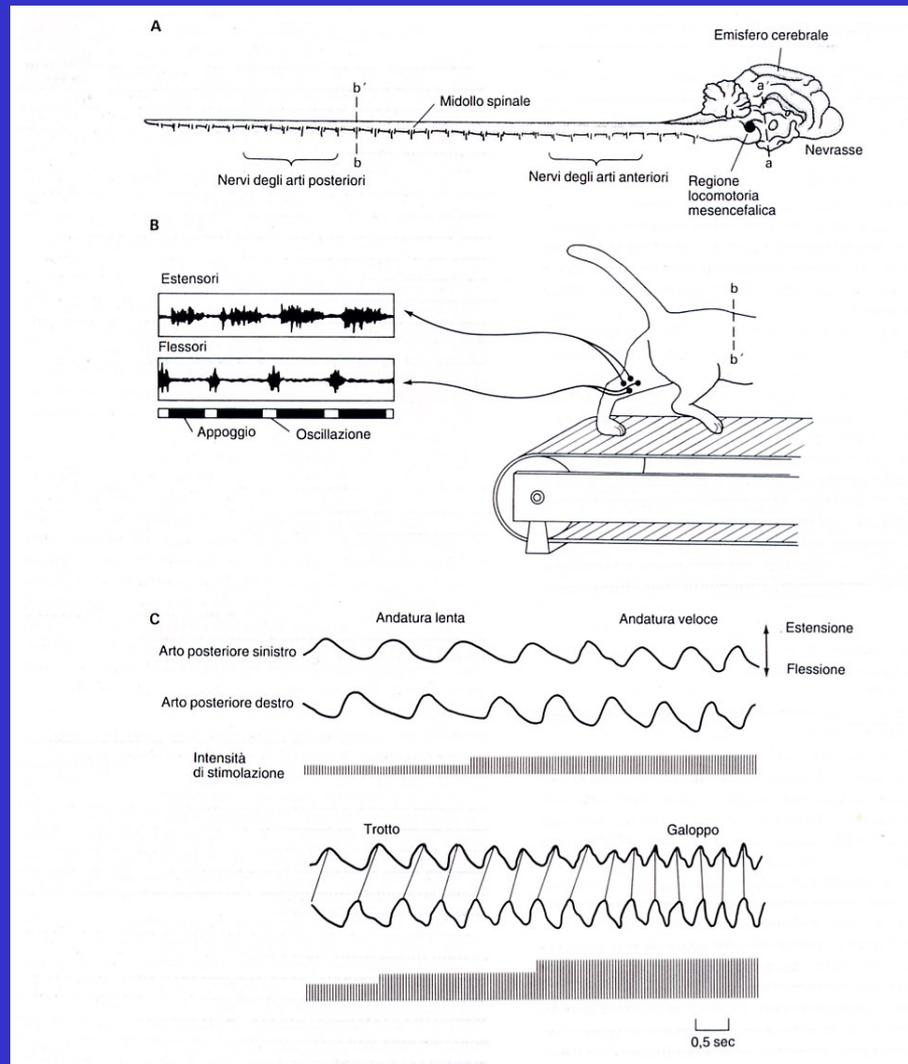


FIGURA 38-9

Nei mammiferi vengono generati schemi locomotori ritmici da circuiti spinali intrinseci attivati da segnali discendenti provenienti dal tronco dell'encefalo. (Modificata, da Pearson, 1976).

A. La sezione del midollo spinale del Gatto a livello b'-b' isola i segmenti del midollo spinale in rapporto con l'arto posteriore. Dopo il recupero dall'intervento chirurgico gli arti posteriori sono ancora in grado di compiere movimenti locomotori su una piattaforma mobile. La sezione a livello a'-a' isola il midollo spinale e la parte inferiore del tronco dell'encefalo dagli emisferi cerebrali. In questo preparato la stimolazione elettrica della regione locomotoria mesencefalica può determinare atti di locomozione.

B. Locomozione di un gatto, con sezione a livello b'-b' una piattaforma mossa da un motore elettrico. Scarichi di attività elettrica possono venir registrate dai flessori fase di oscillazione e dagli estensori durante la fase di appoggio del ciclo del passo.

C. Locomozione di un gatto, con sezione a livello a'-a' una piattaforma mobile. Alla regione locomotoria mesencefalica venivano applicati stimoli di intensità crescente. Sono riportati i movimenti degli arti posteriori sinistro e destro in rapporto con l'intensità di stimolazione. Mano a mano che aumenta l'intensità di stimolazione l'andatura diventa più veloce. Quando passa dal trotto al galoppo, i movimenti degli arti posteriori si alternano, diventano simultanei.

Università degli Studi di Roma “La Sapienza”

**FISIOLOGIA  
UMANA**

**LA POSTURA**

Dipartimento di Fisiologia e Farmacologia

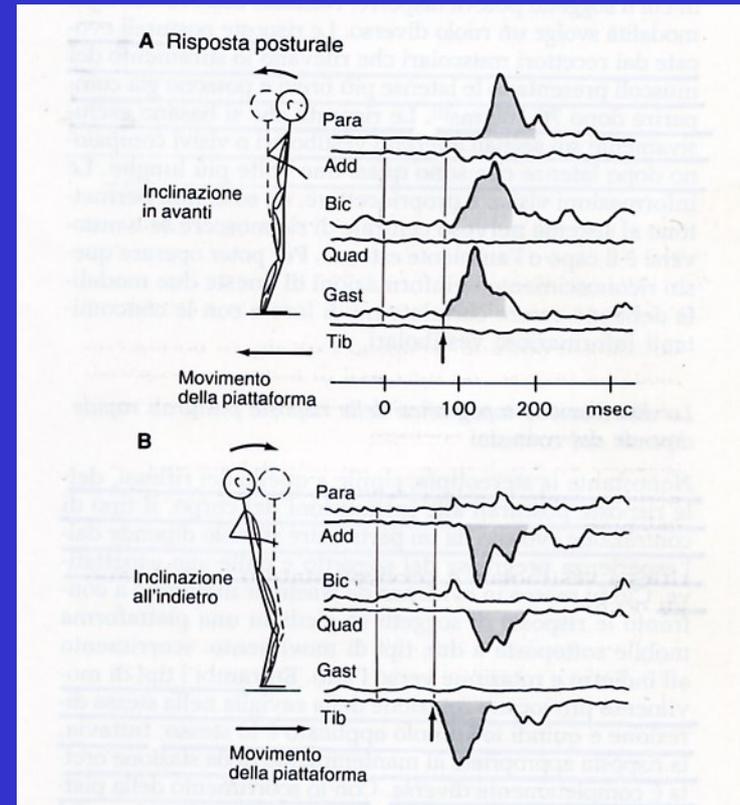
La POSTURA è la posizione complessiva degli arti, l'uno rispetto agli altri, e il loro orientamento nello spazio.

L'esecuzione di un atto motorio richiede atteggiamenti posturali che devono essere integrati con il movimento volontario

Gli aggiustamenti posturali si realizzano mediante due meccanismi:

- i) Meccanismi a feed-forward
- ii) Meccanismi a feed-back di compensazione.

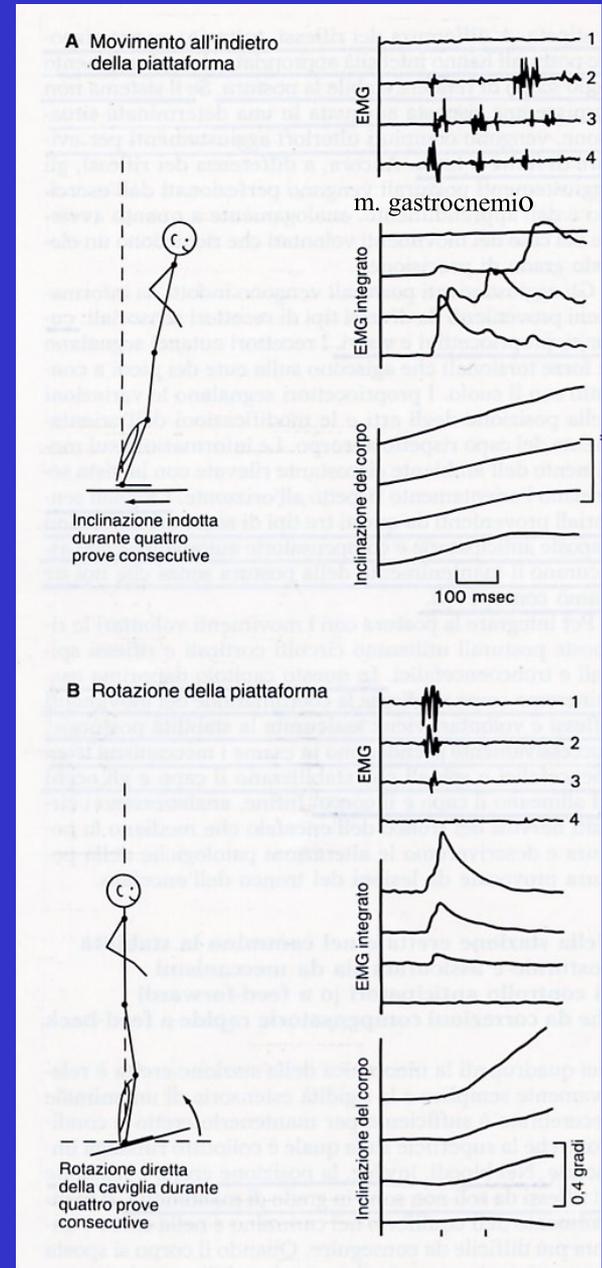
A differenza dei riflessi gli Aggiustamenti posturali vengono perfezionati dall'esercizio e dall'apprendimento. Sono indotti da informazioni cutanee, propriocettive e visive.



Le risposte posturali sono evocate da TRE classi di afferenze sensoriali:  
Propriocettive muscolari  
Recettori vestibolari  
Afferenze visive

Per perturbare in modi diversi la stazione eretta ed evocare risposte posturali viene utilizzata una piattaforma mobile

Durante una perturbazione i primi muscoli che si contraggono sono quelli più vicini alla base di appoggio.  
Quando il corpo si inclina in avanti si contraggono per primi gli estensori della caviglia (gastrocnemio), quando il corpo si inclina all'indietro si contrae per primo un flessore della caviglia (tibiale ant.)



La risposta posturale di un soggetto ad uno stimolo che perturba la postura viene modificata dall'esperienza e viene selezionata quella risposta che tende a mantenere l'equilibrio

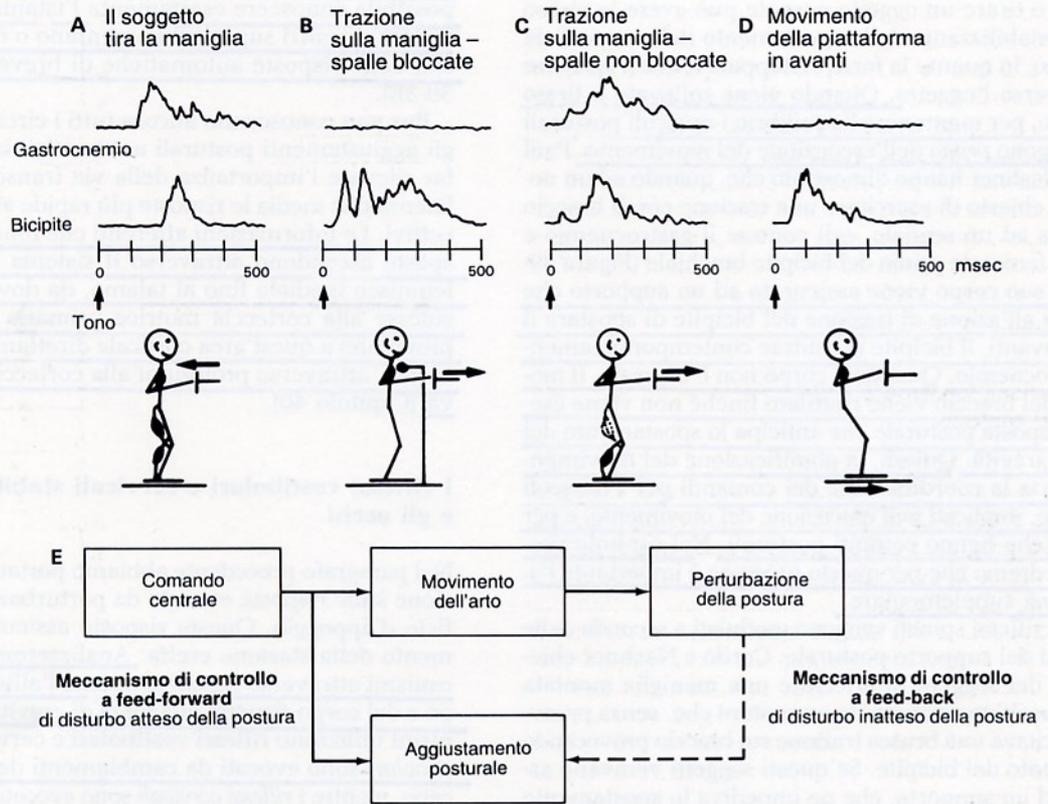


FIGURA 39-3

Durante l'esecuzione di movimenti volontari dell'arto superiore si ha una contrazione coordinata dei muscoli degli arti superiori ed inferiori.

A. Il soggetto viene istruito a tirare, il più rapidamente possibile, una maniglia con il braccio quando viene applicato uno stimolo acustico (freccia). Tuttavia, i primi muscoli a contrarsi sono quelli dell'arto inferiore.

B. Il soggetto si appoggia ad un supporto mentre afferra la maniglia. Quando all'improvviso la maniglia viene spostata in avanti, l'arto viene esteso. Ciò evoca, dopo una latenza molto breve, un riflesso da stiramento a carico del bicipite, che si fonde con una contrazione tonica più tardiva. In questo caso i muscoli dell'arto inferiore non vengono attivati.

C. Se il soggetto non viene assicurato al supporto e la maniglia viene spostata bruscamente in avanti, con conseguente estensione del braccio, come avviene in B, e spostamento in avanti del centro di gravità del soggetto, come si verifica in A, il riflesso da stiramento del bicipite viene in buona parte soppresso e la risposta dei muscoli del braccio, come avviene in A, viene coordinata con quella del gastrocnemio.

D. Il bicipite può anche essere coinvolto in una rapida risposta posturale, a latenza appena più lunga di quella del riflesso da stiramento, quando viene spostata in avanti la piattaforma, sulla quale si trova in posizione eretta il soggetto che afferra la maniglia. Questa manovra provoca lo spostamento all'indietro del centro di gravità del soggetto. Nei muscoli degli arti inferiori si osserva una modesta risposta evocata dallo stiramento. Tuttavia, in questo caso il movimento della piattaforma provoca l'estensione del gomito, perché il soggetto impugna la maniglia, ed evoca un'ampia risposta del bicipite. (Modificata, da Nashner, 1982).

E. La postura ed il movimento vengono integrati mediante meccanismi a feed-forward e a feed-back. I comandi che avviano il movimento di un arto vengono coordinati con aggiustamenti posturali controllati da meccanismi anticipatori o a feed-forward e così gli effetti destabilizzanti del movimento vengono compensati in anticipo. Il sistema di controllo posturale è anche in condizione di rispondere alle perturbazioni rapidamente e in modo appropriato con meccanismi a feed-back nel caso che il controllo anticipatorio non riesca a stabilizzare del tutto la postura. (Modificata, da Gahéry e Massion, 1981).

## I riflessi vestibolari e cervicali stabilizzano il capo e gli occhi.

I meccanismi che consentono l'allineamento del capo e del corpo rispetto alla FORZA DI GRAVITA' utilizzano riflessi:

- i) vestibolari : cambiamenti posizione del capo
- ii) cervicali : inclinazione o rotazione del collo

I riflessi vestibolo-cervicali e vestibolospinali (r. statici) vengono evocati da segnali provenienti dall'utricolo e dal sacculo dell'orecchio interno. I r. vestibolo-cervicali si oppongono ai movimenti del capo; i r. vestibolospinali provocano la contrazione degli arti (preparazione all'impatto)

I riflessi cervico-cervicali e cervico-spinali sono evocati dai fusi neuromuscolari dei m. del collo e dai recettori articolari delle prime vertebre. I r. cervico-cervicali sono sinergici dei r. vestibolo-cervicali, mentre i r. cervico-spinali sono antagonisti dei r. vestibolospinali

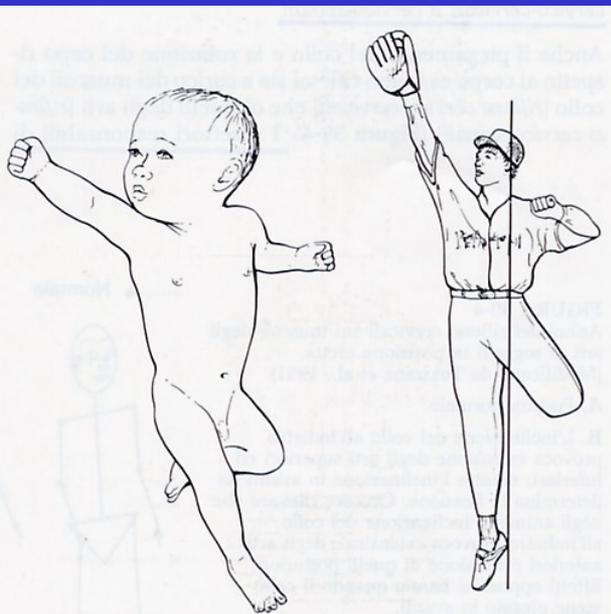
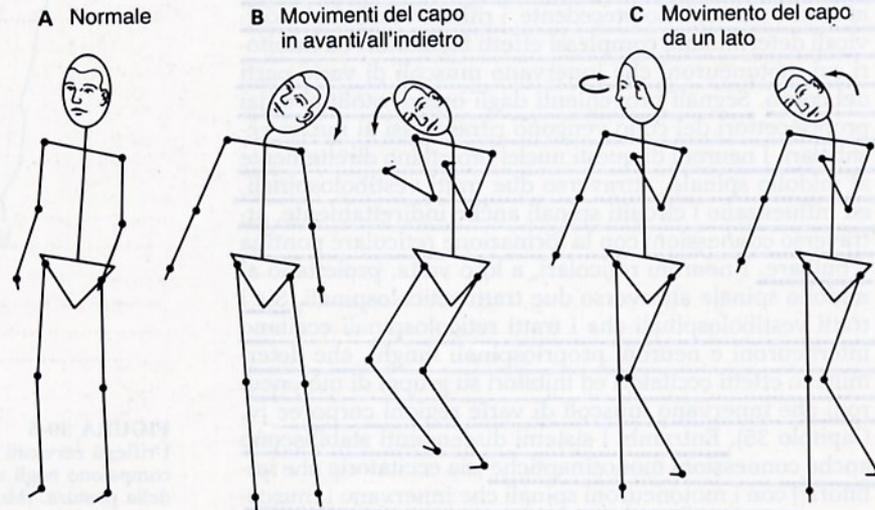
**FIGURA 39-4**

Azioni dei riflessi cervicali sui muscoli degli arti in soggetti in posizione eretta. (Modificata, da Tokizane et al., 1951).

**A.** Postura normale.

**B.** L'inclinazione del collo all'indietro provoca estensione degli arti superiori ed inferiori, mentre l'inclinazione in avanti ne determina la flessione. Occorre rilevare che negli animali l'inclinazione del collo all'indietro provoca estensione degli arti anteriori e flessione di quelli posteriori. Effetti opposti si hanno quando il collo viene piegato in avanti.

**C.** La rotazione o l'inclinazione del capo verso destra provocano l'estensione degli arti superiore ed inferiore di destra (estensione degli arti dal lato del mento) e la flessione degli arti di sinistra (contralaterali).



**FIGURA 39-6**

I riflessi cervicali vengono evocati facilmente nei neonati e compaiono negli adulti quando è richiesto un controllo ottimale della postura. (Modificata, da Fukuda, 1961).

Canali semicircolari  
organi otolitici



N. Vestibolare  
mediale e inferiore



Tratto  
vestibolospinale  
mediale



Segmenti  
cervicali  
e toracici

organi otolitici



N. Vestibolare  
lat. Di Deiters



Tratto  
vestibolospinale  
laterale



Tutti i segmenti  
del midollo  
spinale

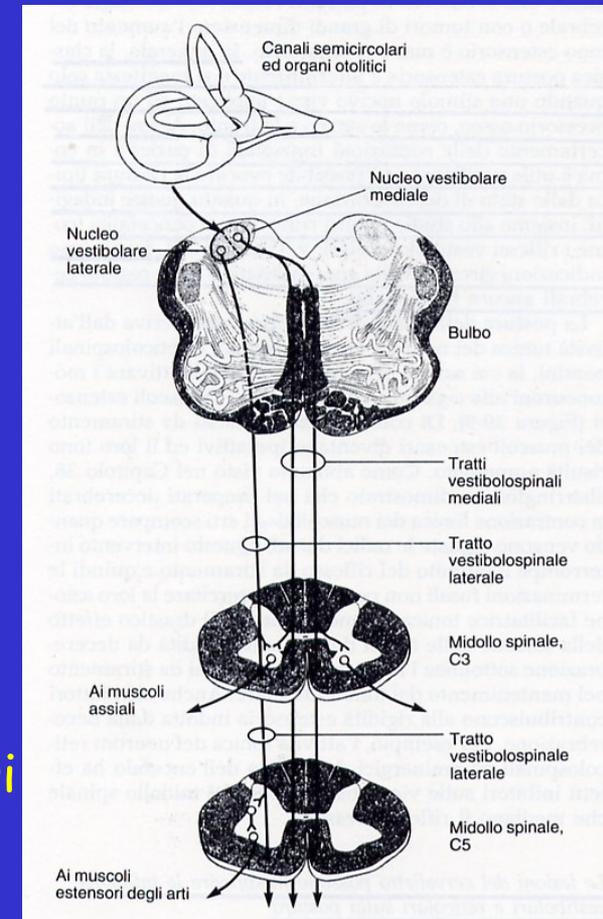


Facilitazione m. estensori  
Inibizione m. flessori  
Arti sup. ed inf.

Fusi neuromuscolari  
del collo



Interneuroni  
segmentali



Il tronco encefalico contiene, nella parte centrale, la **formazione reticolare**. Esistono a tale livello 2 raggruppamenti neuronali:

- 1) Pontino facilitante i r. spinali; proietta al midollo mediante il tratto reticolospinale mediale (m. assiali e estensori degli arti)
- 2) Bulbare inibente i r. spinali; tratto reticolospinale laterale (inibisce i m. del collo e della schiena; inibisce i muscoli estensori e eccita i muscoli flessori)

Il sistema reticolospinale coordina la postura ed il movimento integrando i segnali vestibolari e quelli provenienti da altre afferenze sensoriali con i comandi motori corticali

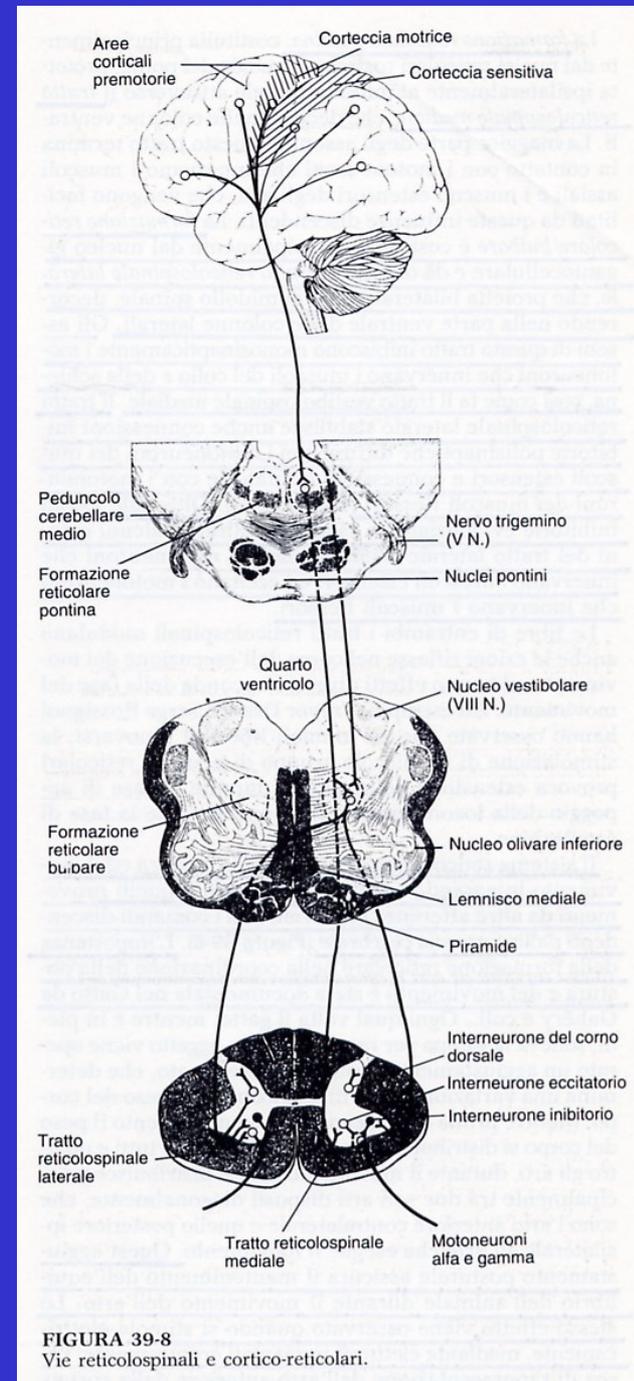


FIGURA 39-8  
Vie reticolospinali e cortico-reticolari.

# Le lesioni del cervelletto possono modificare le influenze vestibolari e reticolari sulla postura.

Lesioni del lobo anteriore cerebellare aumentano la rigidità da decerebrazione (lesione al di sotto del n.rosso) mentre la sezione dei nervi vestibolari la riducono.

Pazienti con lesioni corticali che risparmiano il tronco encefalico presentano rigidità da decorticazione (flessione arti sup., estensione arti inf.) il fascio rubro-spinale proietta solo al midollo cervicale e bilancia l'azione "estensoria" esercitata dal tratto vestibolospinale

