

Università degli Studi G. d'Annunzio, Chieti-Pescara
Corso di Laurea in *Scienze e Tecniche Psicologiche*
Insegnamento di Psicobiologia II – AA 2017-2018

Prof.ssa Giorgia Committeri

Muscoli, riflessi e locomozione

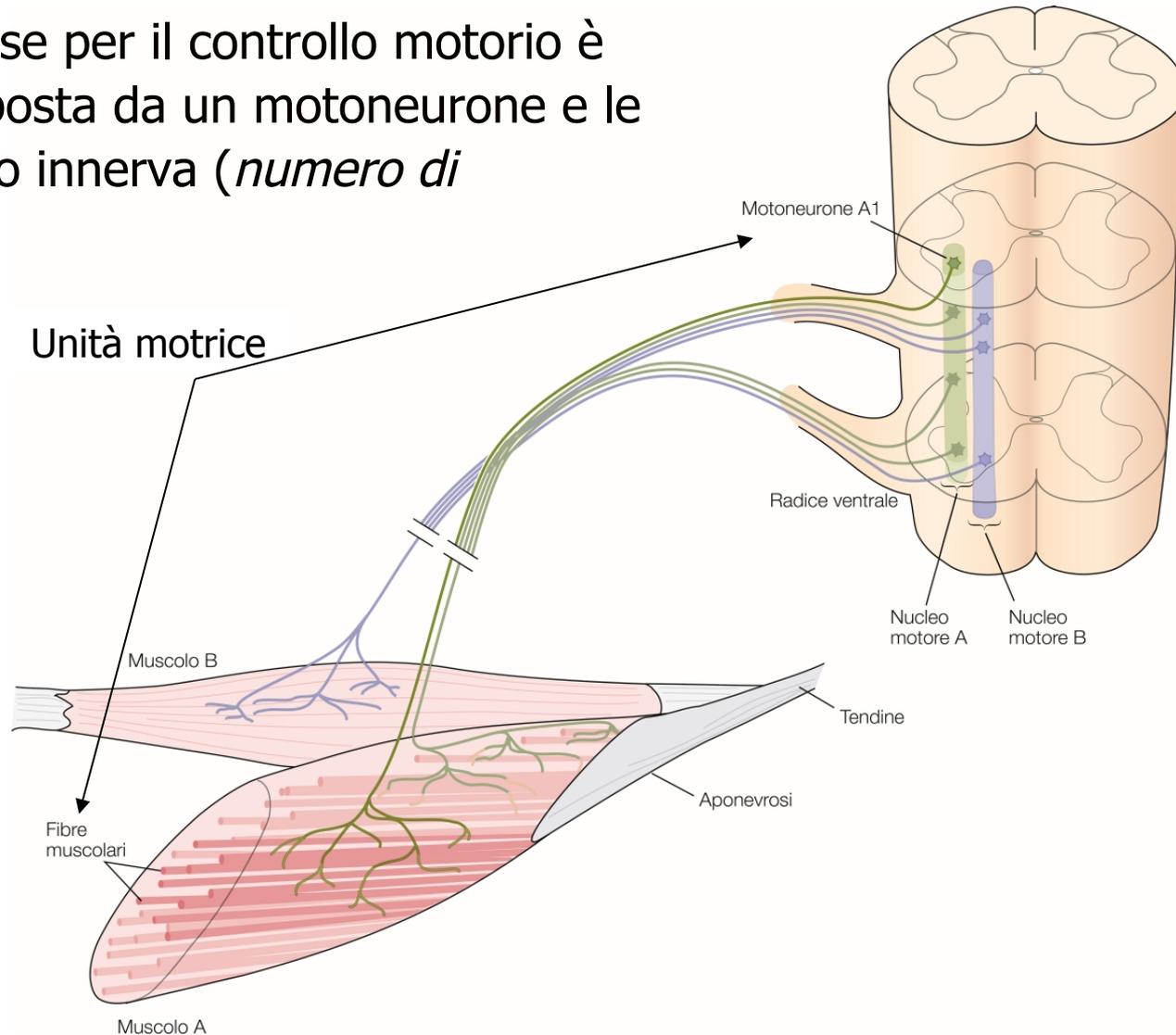
Movimento e muscoli

- Il movimento richiede interazioni coordinate fra sistema nervoso e muscoli
- Il sistema muscolo-scheletrico è l'apparato meccanico attraverso il quale il sistema nervoso interagisce con il mondo esterno
- Per eseguire un movimento il sistema nervoso attiva più muscoli e controlla il momento di forza esercitato attorno alle articolazioni coinvolte
- Le caratteristiche dell'attività muscolare variano in modo sostanziale a seconda dei movimenti

Muscoli ed unità motrici

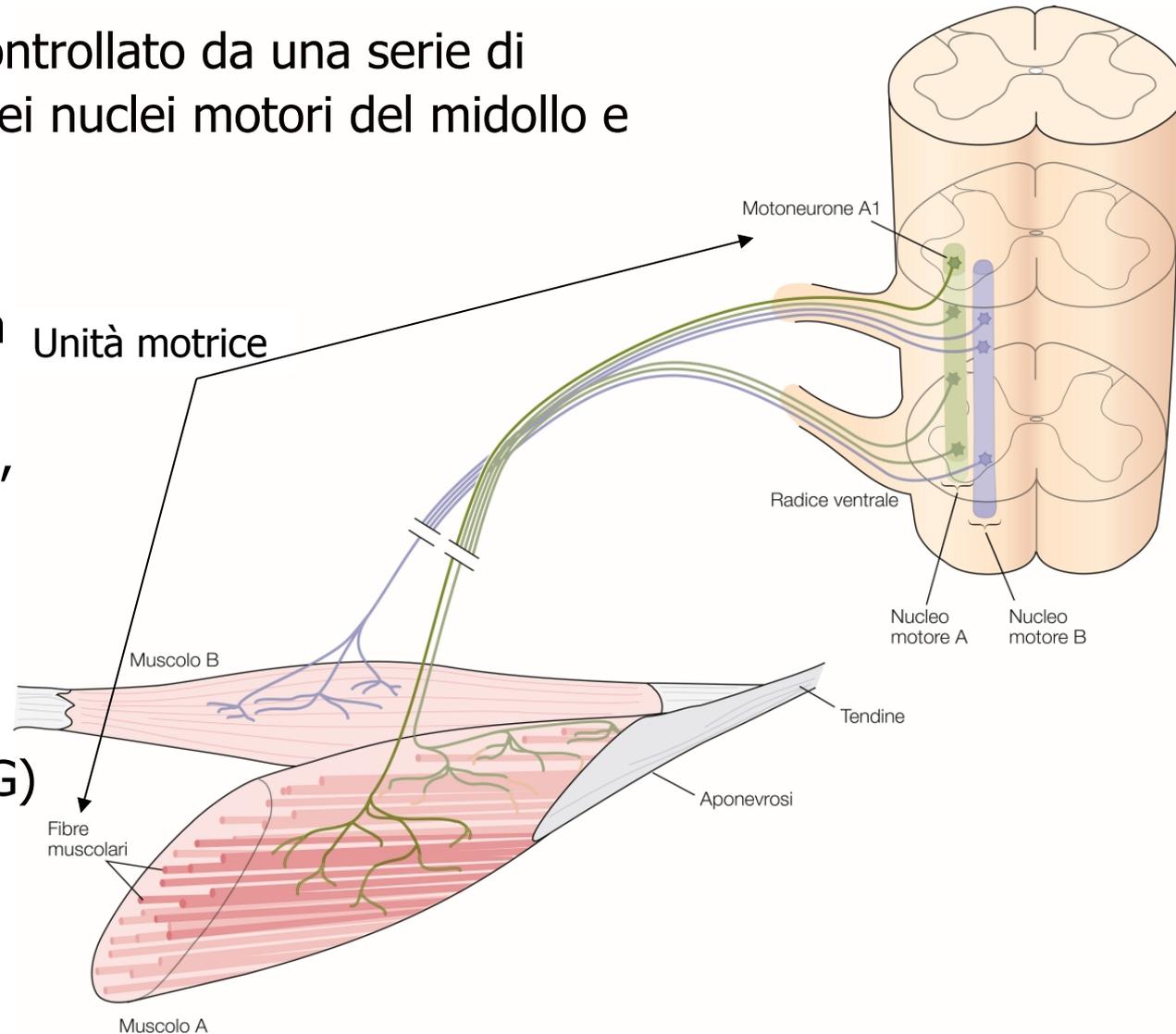
- L'unità funzionale di base per il controllo motorio è **l'unità motrice**, composta da un motoneurone e le fibre muscolari che esso innerva (*numero di innervazione*)

- Un muscolo è composto di parecchie migliaia di fibre muscolari che operano in parallelo e sono organizzate in un numero minore di unità motrici



Muscoli ed unità motrici

- Ogni muscolo viene controllato da una serie di motoneuroni disposti nei nuclei motori del midollo e del tronco
- La contrazione di un muscolo viene prodotta dall'attivazione di numerose unità motrici, le cui correnti si sommano generando segnali (rilevabili mediante l'elettromiografia o EMG)
- Vedi Parte III (trasmissione sinaptica, giunzione neuromuscolare...)



La forza muscolare dipende:

- Dalla frequenza di scarica di ciascun motoneurone attivato (eccitabilità modulata dal tronco)
- Dal numero delle unità motrici attivate
- Dalle proprietà delle unità motrici attivate, tutte modificabili dall'attività fisica:
 - Velocità di contrazione, Forza massimale, Affaticabilità
 - Unità con tempi di contrazione lunghi generano bassi livelli di forza, sono resistenti alla fatica e sono attivate per prime (fibre di tipo I); e viceversa (fibre di tipo II)
- Dall'organizzazione anatomica delle fibre muscolari:
 - Sarcomero: unità elementare del muscolo, comprende una serie completa di proteine contrattili; una connessione transitoria fra actina e miosina (ciclo dei ponti trasversali) permette la contrazione

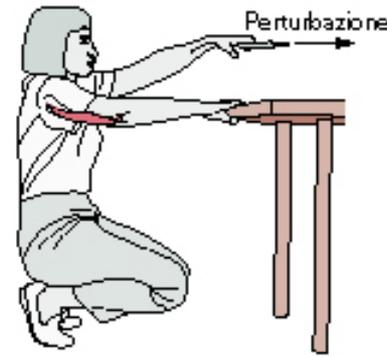
I riflessi

- Risposte stereotipate, *schemi coordinati involontari* di contrazioni e rilasciamenti muscolari prodotti da stimoli periferici
- Ma non sono così stereotipati e rigidi come si pensava in origine: in condizioni normali possono essere modificati in modo tale da potersi adattare al compito motorio che si sta eseguendo
- Grazie a tale flessibilità i riflessi possono essere incorporati in modo coerente nei movimenti complessi iniziati da comandi che originano dal sistema nervoso centrale

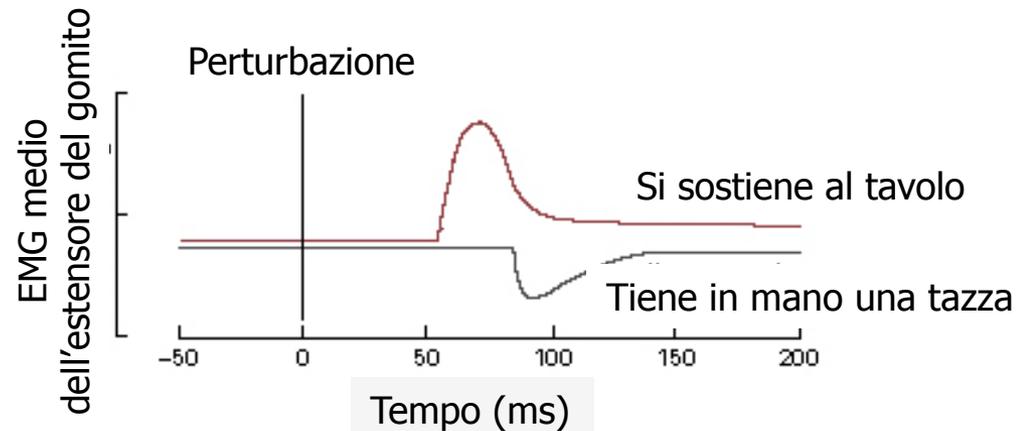
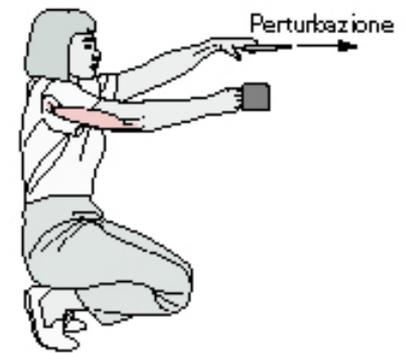
Adattabilità dei riflessi

- Un buon esempio:
- quando i muscoli del polso di un arto vengono stirati mentre si sta inginocchiati o in posizione eretta, si contraggono anche i muscoli degli arti controlaterali per evitare di perdere l'equilibrio
- tale risposta riflessa cambia in base al compito che sta eseguendo l'arto controlaterale

Si sostiene al tavolo



Tiene in mano una tazza



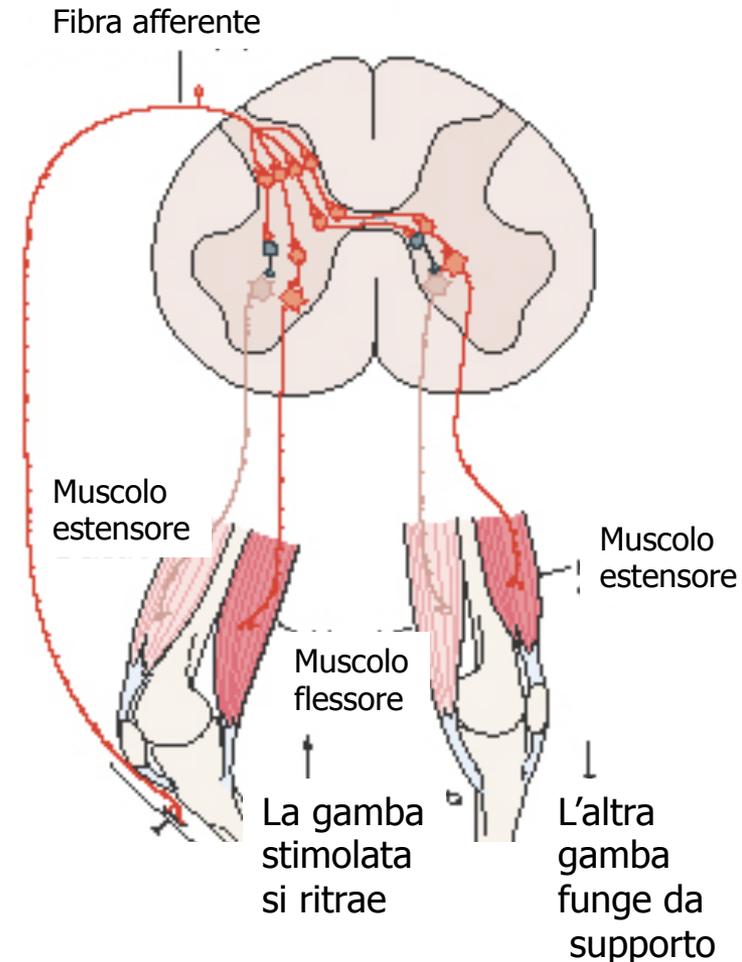
Adattabilità dei riflessi

- Un altro buon esempio: il riflesso flessorio condizionato di retrazione
- Dunque le vie riflesse lungo le quali avviene la trasmissione dei segnali vengono selezionate in base al compito motorio che si sta eseguendo
- I segnali sensitivi provenienti da un'area periferica circoscritta producono risposte riflesse di numerosi muscoli, alcuni dei quali possono essere situati in sedi lontane dall'area stimolata
- E' l'organizzazione di tipo *divergente* delle vie riflesse a permettere l'amplificazione dei segnali d'ingresso e la coordinazione della contrazione di gruppi di muscoli
- I centri sovraspinali svolgono un importante ruolo funzionale nella modulazione e adattamento/flessibilità dei riflessi spinali (arrivando ad indurre movimenti opposti quando richiesto dal contesto)
- Lo fanno soprattutto attraverso meccanismi di *convergenza* di diversi segnali d'ingresso sugli interneuroni

Riflessi di origine cutanea

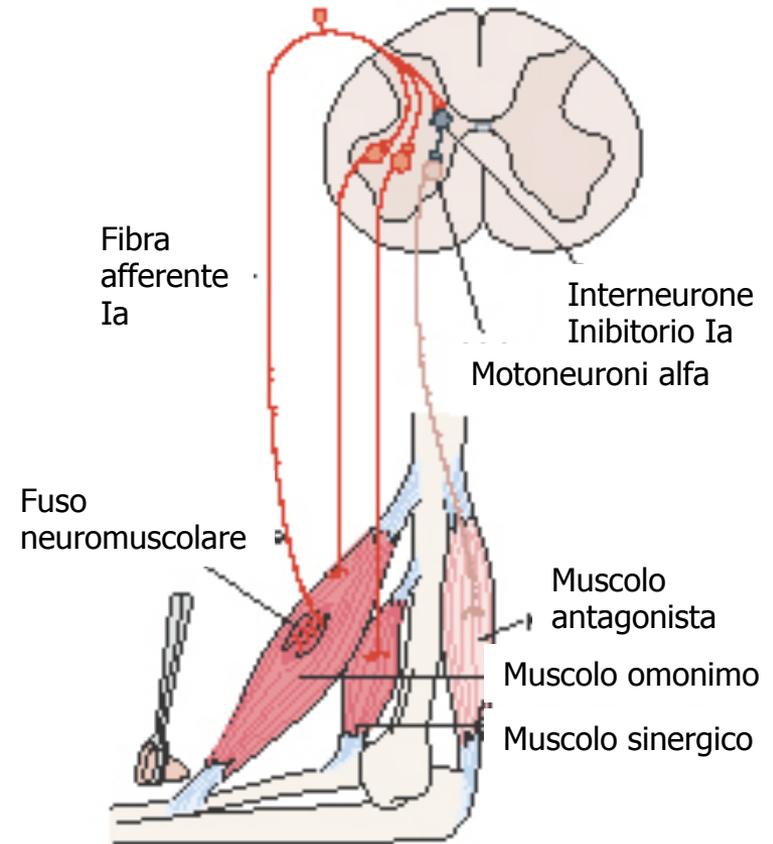
- Funzioni di natura protettiva e posturale
- Riflesso flessorio di retrazione, attivato da uno stimolo dolorifico localizzato
- Eccitamento dei motoneuroni che innervano i muscoli flessori dell'arto stimolato e inibizione dei motoneuroni che innervano i muscoli estensori (*innervazione reciproca* dei muscoli agonisti e antagonisti)
- Effetti opposti nell'arto controlaterale: eccitamento degli estensori e inibizione dei flessori (riflesso di estensione crociata) ai fini del mantenimento posturale
- Ampiezza del movimento, forza sviluppata dalla contrazione e durata del riflesso aumentano con l'intensità dello stimolo

Riflesso flessorio ed estensorio crociato



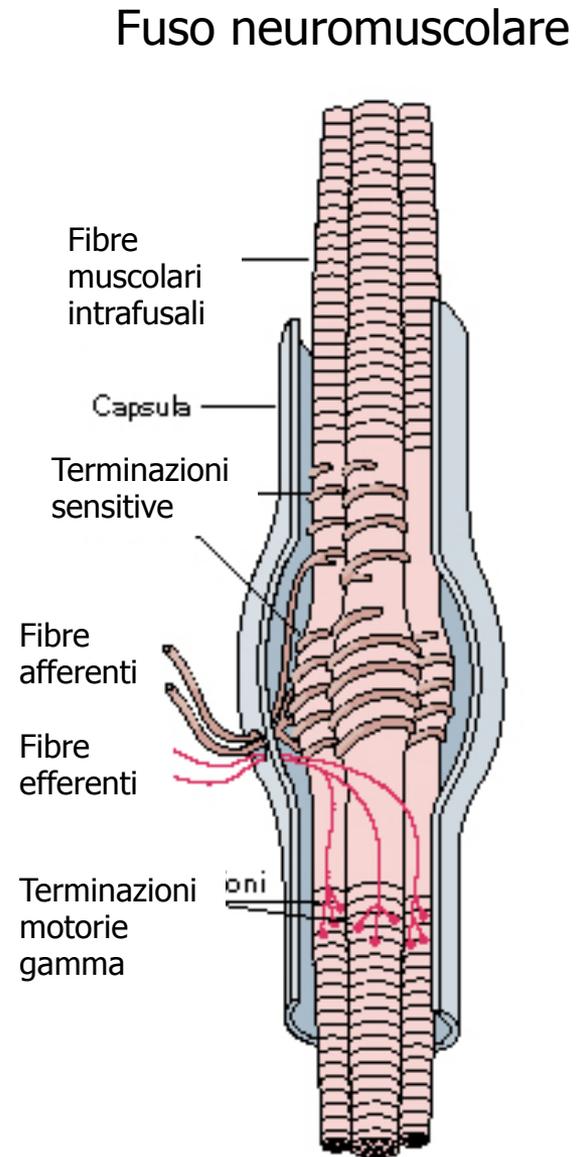
Riflesso da stiramento

- Consiste nella contrazione di un muscolo provocata dal suo stiramento
- Esperimenti di Sherrington con animali *decerebrati* (gatti con sezione nel tronco)
- Il recettore che rileva le variazioni di lunghezza del muscolo è il *fuso neuromuscolare* e le fibre afferenti (Ia) da esso provenienti stabiliscono connessioni eccitatorie dirette con i motoneuroni (via monosinaptica)
- I motoneuroni contraggono il muscolo omonimo e quello sinergico, mentre il muscolo antagonista viene rilasciato

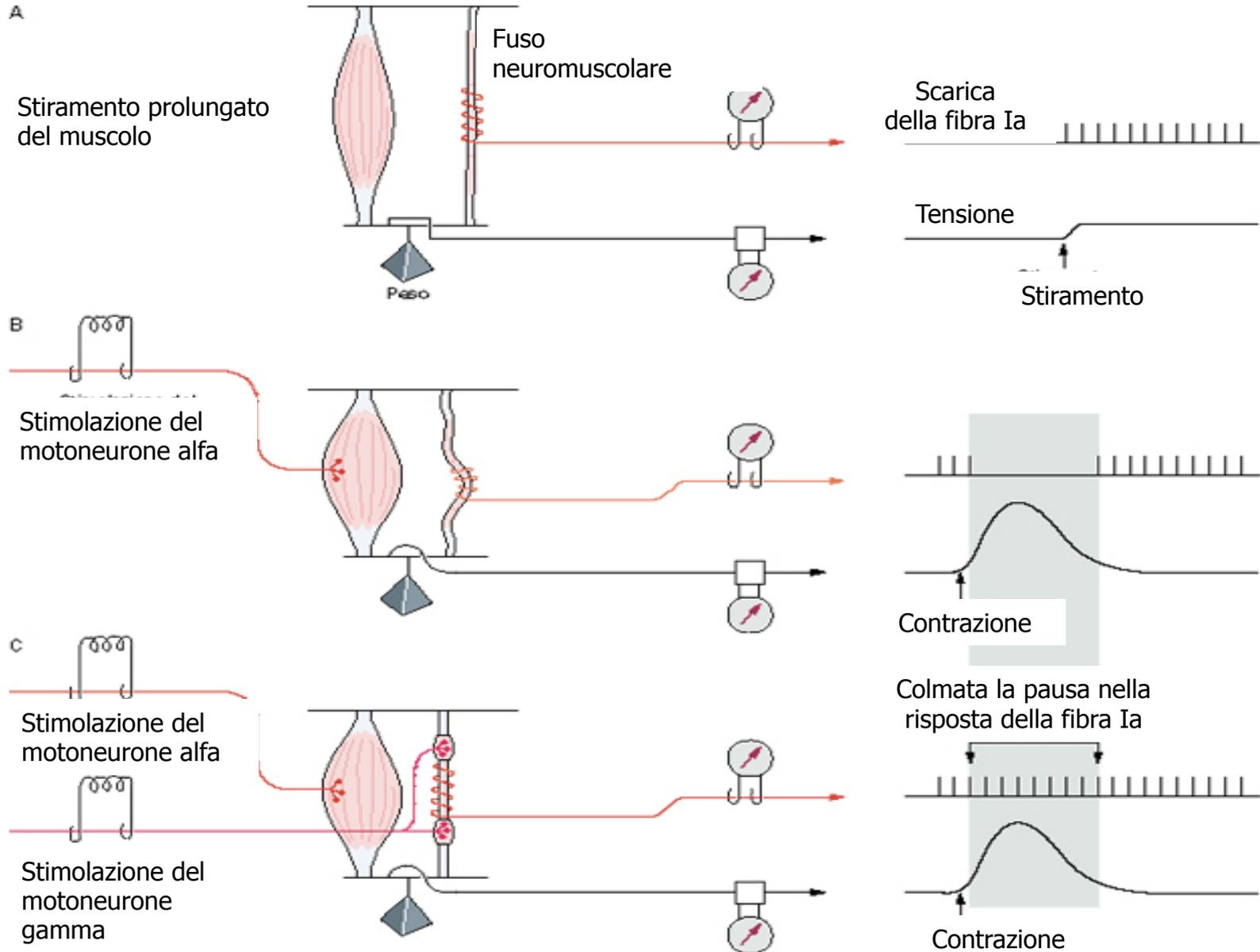


Motoneuroni gamma

- La sensibilità dei fusi neuromuscolari è regolata dai motoneuroni gamma che innervano le fibre intrafusali
- Il motoneurone gamma ha il compito di mantenere in tensione il fuso neuromuscolare durante la contrazione attiva del muscolo
- In tal modo il fuso può continuare a segnalare le variazioni di lunghezza del muscolo in tutta la gamma delle lunghezze che può raggiungere
- Durante l'esecuzione di molti movimenti volontari i motoneuroni alfa e gamma si attivano spesso in parallelo (*coattivazione alfa-gamma*)



Motoneuroni gamma

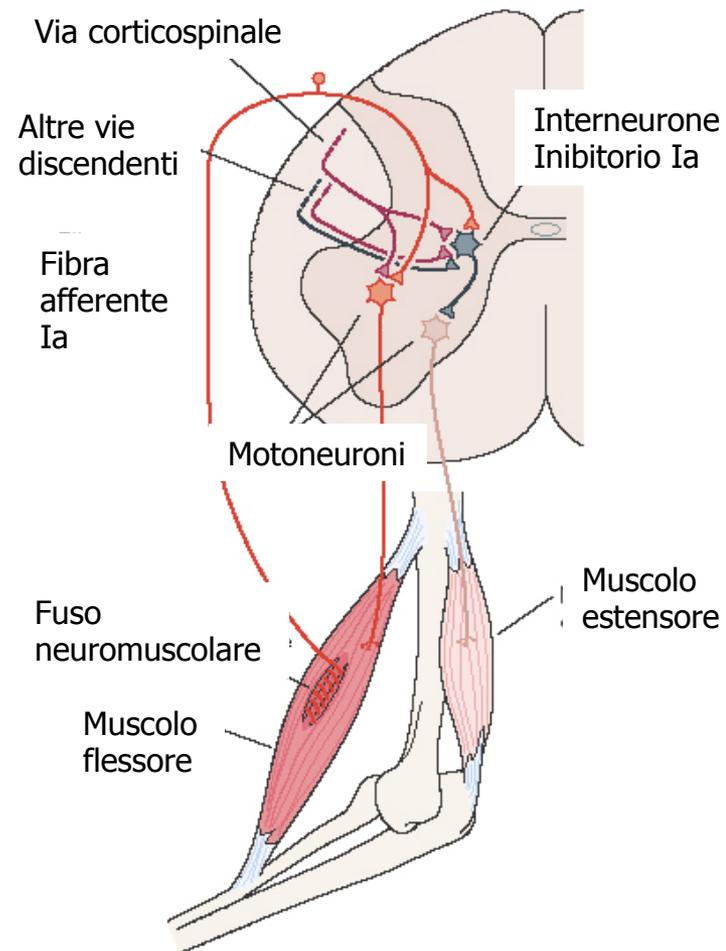


Riflesso da stiramento

- Il circuito del riflesso da stiramento è continuamente attivo e tende a mantenere la lunghezza del muscolo ad un livello vicino a quello desiderato (livello di riferimento)
- Circuito a feed-back (o servomeccanismo) perché il segnale di uscita (il cambiamento della lunghezza del muscolo) ritorna al muscolo stesso diventando il nuovo segnale d'ingresso
- Circuito a feed-back negativo perché tende a ridurre le deviazioni dal valore di riferimento, che può essere modificato (probabilmente stabilito e modificato da segnali discendenti che agiscono sia sui motoneuroni alfa che gamma)

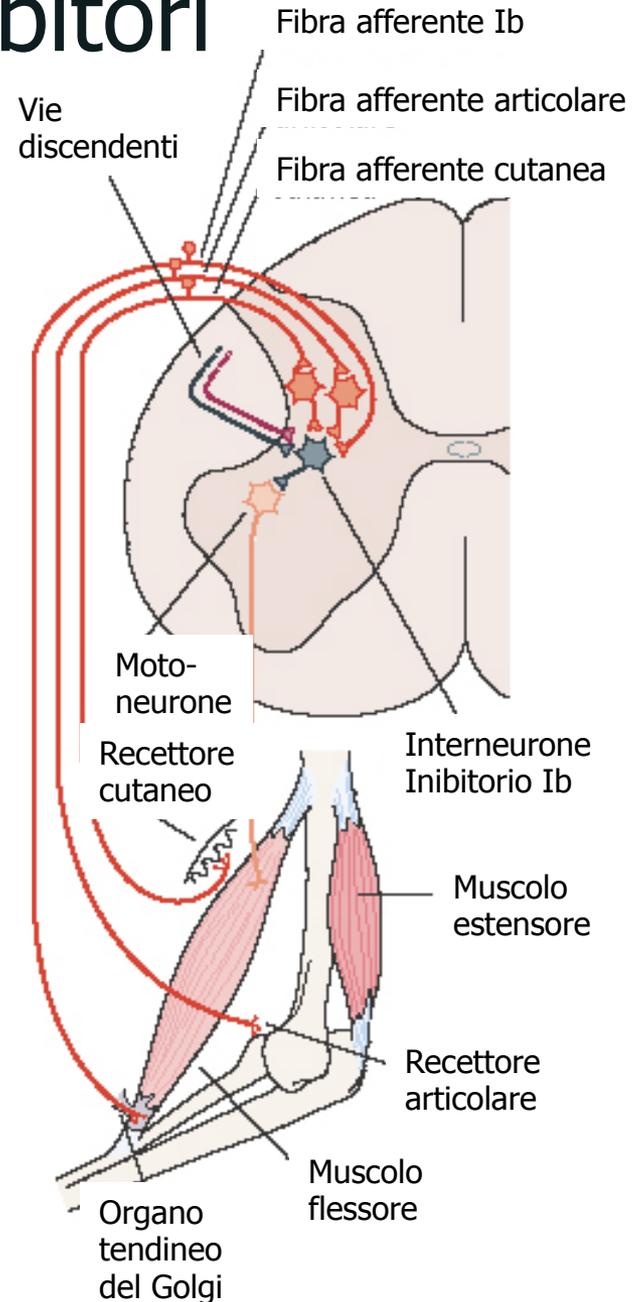
Interneuroni inibitori

- Il fuso ha anche connessioni con interneuroni inibitori Ia che inibiscono i muscoli antagonisti
- Ricevono segnali sia eccitatori che inibitori da tutte le principali vie discendenti
- Modificando il rapporto di tali segnali, i centri sovraspinali possono ridurre l'inibizione reciproca e determinare una co-contrazione (ad es., articolazione più rigida e stabile prima di afferrare al volo una palla)



Interneuroni inibitori

- Gli interneuroni inibitori Ib ricevono le afferenze dagli organi tendinei del Golgi, recettori specializzati nel rilevare la tensione del muscolo
- La stimolazione di tali recettori provoca l'inibizione dei motoneuroni del muscolo omonimo: funzione protettiva contro tensioni eccessive ma non solo...
- ...perché gli interneuroni Ib ricevono afferenze da fibre Ia dei fusi, da fibre articolari, da fibre cutanee, come anche afferenze eccitatorie e inibitorie dalle vie discendenti
- Quindi accurato controllo della tensione del muscolo durante particolari attività motorie

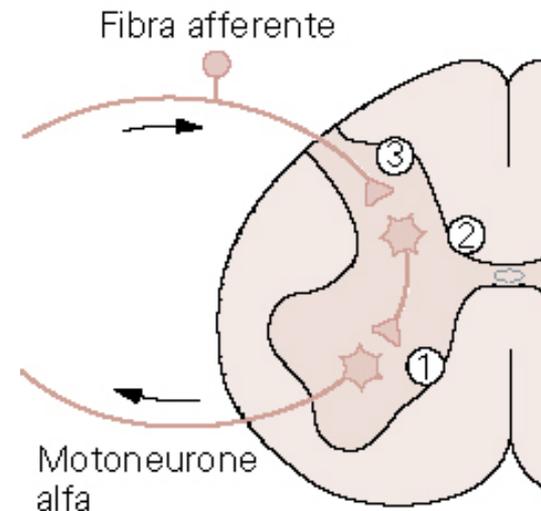


Adattabilità dei riflessi

- Non sono così stereotipati e rigidi come si pensava in origine: in condizioni normali possono essere modificati in modo tale da potersi adattare al compito motorio che si sta eseguendo
- Ad esempio, durante il cammino la trasmissione nella via inibitoria Ib viene depressa e le stesse fibre eccitano i motoneuroni dei muscoli estensori (*inversione del riflesso mediata dallo stato funzionale*)
- Inoltre, quando si passa dalla posizione eretta e statica al cammino e poi alla corsa, diminuisce progressivamente l'intensità della risposta del riflesso da stiramento dei muscoli
- = i segnali discendenti associati ai comandi motori centrali per il cammino modificano le proprietà di ritrasmissione delle vie riflesse spinali

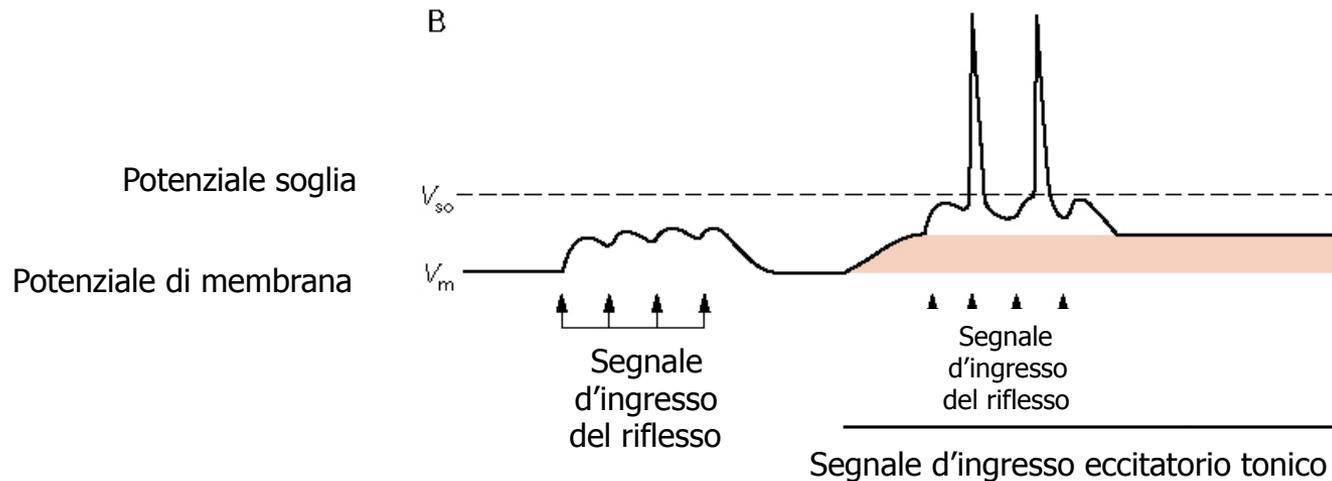
Intensità dei riflessi

- Dunque l'intensità dei riflessi non dipende solo dall'intensità dello stimolo sensitivo ma anche dalla flessibilità della trasmissione sinaptica delle vie riflesse
- L'intensità del riflesso può essere modulata a tre livelli:
 - Motoneuroni alfa (1), interneuroni (2) (tranne quelli con connessioni monosinaptiche con le fibre afferenti di tipo Ia) e terminazioni presinaptiche delle fibre afferenti (3)



Modulazione tonica e fasica

- Dai centri superiori del sistema nervoso centrale e da altre regioni del midollo possono arrivare segnali di ingresso eccitatorio costanti che modificano l'attività di fondo di ciascuna delle tre sedi (*modulazione tonica*)

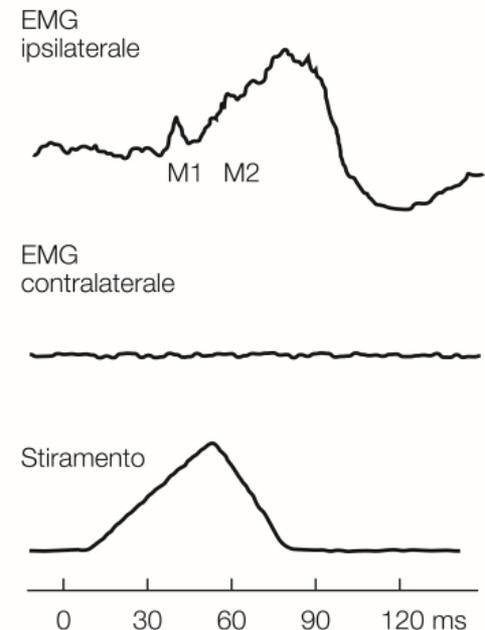
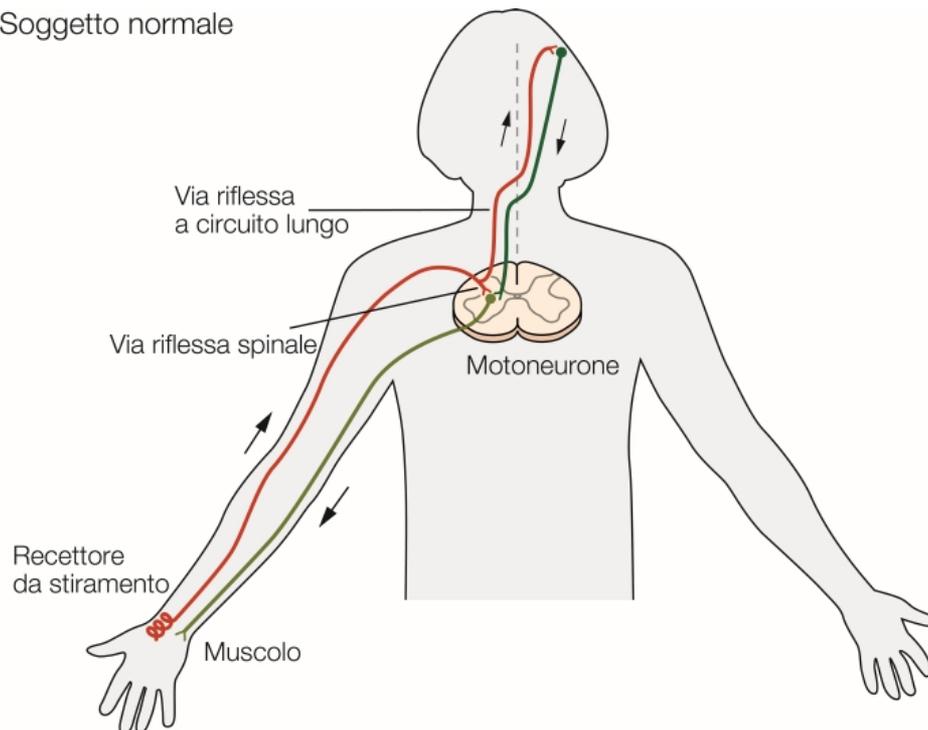


- La modulazione può essere anche *dinamica (fasica)*, a seconda del compito e dello stato comportamentale

Riflessi dei muscoli degli arti

- I riflessi che interessano i muscoli degli arti sono mediati da vie spinali e vie sovraspinali (riflessi a circuito lungo):
 - Le seconde sono particolarmente implicate nella regolazione delle contrazioni dei muscoli distali
 - mediano le componenti di risposta a breve e lunga latenza

A Soggetto normale



La locomozione

- Movimento ritmico: azione motoria stereotipata costituita da una serie ripetitiva degli stessi movimenti
- *Schema motorio del cammino*: la complessa sequenza di contrazione dei diversi muscoli implicati
- Nei mammiferi lo schema viene generato a livello spinale
 - Ricerche di Brown: il midollo spinale isolato genera raffiche ritmiche di attività reciproche nei motoneuroni dei muscoli flessori ed estensori degli arti posteriori (studi condotti nel gatto e nel cane)
 - Inibizione reciproca delle reti neuronali che generano attività nei muscoli flessori ed estensori

La locomozione

- Ma le condizioni dell'ambiente circostante sono variabili quindi i movimenti locomotori devono poter essere continuamente modificati mediante fini aggiustamenti
- Gli schemi vengono regolati da segnali afferenti
 - Segnali somatosensitivi provenienti dai recettori muscolari (propriocettori) e cutanei (esterocettori)
 - Segnali provenienti dall'apparato vestibolare
 - Segnali visivi

La locomozione

- I segnali propriocettivi regolano le caratteristiche temporali e l'ampiezza degli schemi del cammino
 - Ad es., la frequenza del passo nei gatti spinali dipende dalla velocità con cui si muove la piattaforma sulla quale vengono fatti camminare
- I segnali cutanei permettono di superare gli ostacoli inattesi che si incontrano durante il cammino; quelli visivi di attuare aggiustamenti predittivi
- Lo schema motorio di base è generato a livello del midollo, ma per iniziare il cammino e controllarne l'adattamento alle condizioni ambientali sono necessari segnali ritrasmessi dalle vie discendenti
 - Segnali dal tronco (regione mesencefalica locomotoria) danno l'avvio al cammino e ne controllano la velocità (attraverso la via reticolospinale)

La locomozione

- Le caratteristiche temporali e l'intensità dei segnali discendenti sono regolati dal cervelletto, che in tal modo controlla l'accuratezza degli schemi locomotori
 - Lesioni al cervelletto provocano gravi deficit, come variazioni anormali della velocità e dell'ampiezza dei movimenti delle diverse articolazioni di singoli arti ed accoppiamenti anormali dei passi (atassia)
 - Proiezioni cerebellari al tronco (quelle ai nuclei vestibolari integrano le informazioni propriocettive provenienti dalle gambe con i segnali vestibolari al fine di controllare l'equilibrio)
- Il cammino dell'uomo sembra utilizzare gli stessi principi organizzativi generali: reti neuronali intrinseche dotate di capacità oscillatoria che vengono attivate e modulate da altre strutture cerebrali e da segnali afferenti
 - Poiché bipede, maggior controllo dell'equilibrio da parte dei sistemi discendenti

Esercitazioni

- La forza muscolare dipende:
 - a) Dalle proprietà delle unità motrici attivate
 - b) Dalla frequenza di scarica di ciascun motoneurone attivato
 - c) Dal numero delle unità motrici attivate
 - d) Tutte le precedenti

- I riflessi sono:
 - a) *schemi coordinati volontari* di contrazioni e rilasciamenti muscolari prodotti da stimoli periferici
 - b) *schemi coordinati involontari* di contrazioni e rilasciamenti muscolari prodotti da stimoli interni
 - c) *schemi non coordinati* di contrazioni e rilasciamenti muscolari prodotti da stimoli interni
 - d) Nessuna delle precedenti

Esercitazioni

- Nel riflesso da ritrazione:
 - a) Ipsilateralmente, vengono eccitati i motoneuroni che innervano il muscolo flessore e il suo antagonista
 - b) Vengono eccitati i motoneuroni che innervano il muscolo flessore ipsilaterale e inibiti quelli che innervano l'estensore controlaterale
 - c) Controlateralmente vengono inibiti i motoneuroni che innervano il muscolo flessore ed eccitati quelli che innervano il muscolo estensore
 - d) Nessuna delle precedenti
- Il riflesso da stiramento:
 - a) prevede che il fuso neuromuscolare segnali variazioni di lunghezza del muscolo
 - b) può essere modulato dai centri sovraspinali
 - c) prevede che gli interneuroni inibitori Ia inibiscano il muscolo estensore ipsilaterale
 - d) tutte le precedenti

Esercitazioni

- Nella locomozione:
 - a) Lo schema motorio di base è generato a livello corticale
 - b) I segnali visivi regolano le caratteristiche temporali e l'ampiezza degli schemi motori
 - c) L'organizzazione motoria è riflessa
 - d) L'adattabilità al contesto ambientale è permessa da segnali mesencefalici