

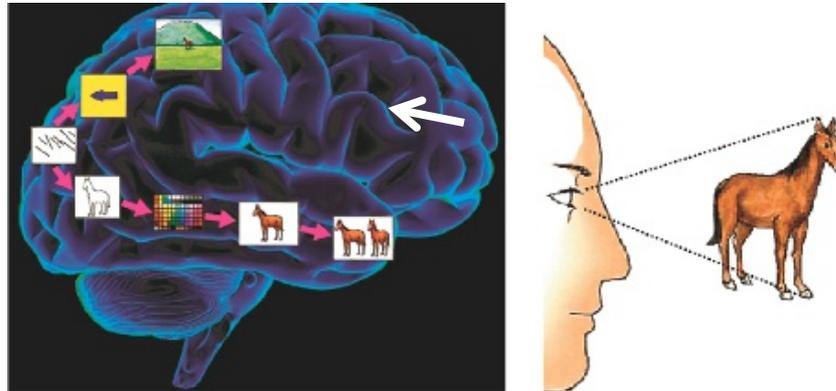
Università degli Studi G. d'Annunzio, Chieti-Pescara
Corso di Laurea in *Scienze e Tecniche Psicologiche*
Insegnamento di Psicobiologia II – AA 2017-2018

Prof.ssa Giorgia Committeri

L'organizzazione generale del movimento

L'organizzazione del movimento

- Il sistema nervoso centrale costruisce **rappresentazioni interne** del mondo esterno, integrando informazioni provenienti da sistemi sensoriali diversi

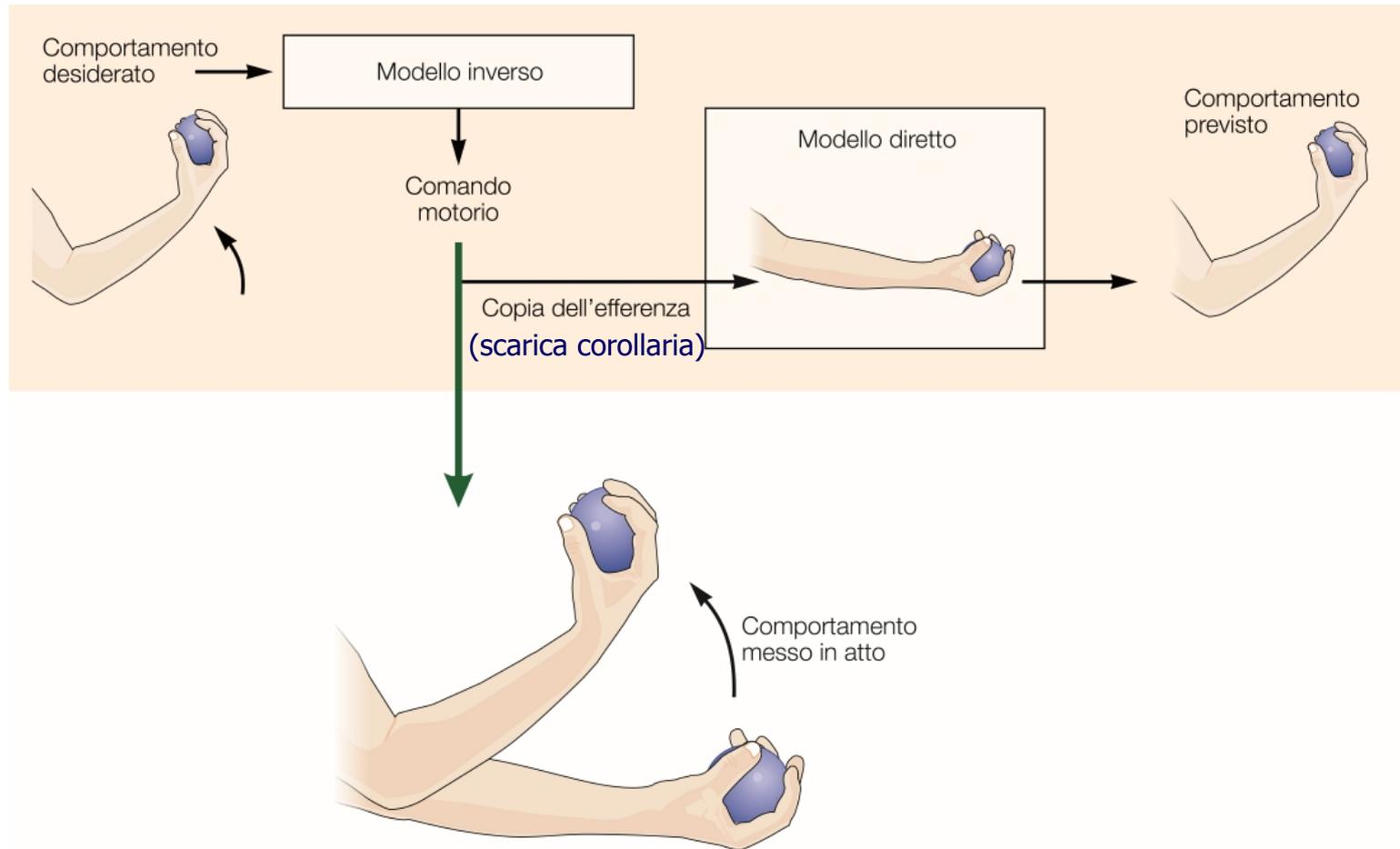


- Tali rappresentazioni costituiscono il contesto di riferimento in cui i sistemi motori **pianificano, coordinano** ed **eseguono** i programmi motori responsabili dei movimenti diretti ad uno scopo...
- ..tramite trasformazioni sensori-motorie e modelli interni

L'organizzazione del movimento

- Per eseguire atti motori accurati il SNC deve poter svolgere un'opera di controllo e di previsione
- Controllo e previsione sono due facce della stessa medaglia ed entrambi i processi si adattano con precisione a due tipi di modelli: modelli diretti e inversi
- La previsione trasforma i comandi motori in conseguenze sensoriali attese (modello diretto)
- Il controllo trasforma le conseguenze sensoriali desiderate in comandi motori (modello inverso)

Modelli interni diretti e inversi



Modello diretto: stima (prevede) i segnali sensoriali desiderati in base ai segnali motori in uscita

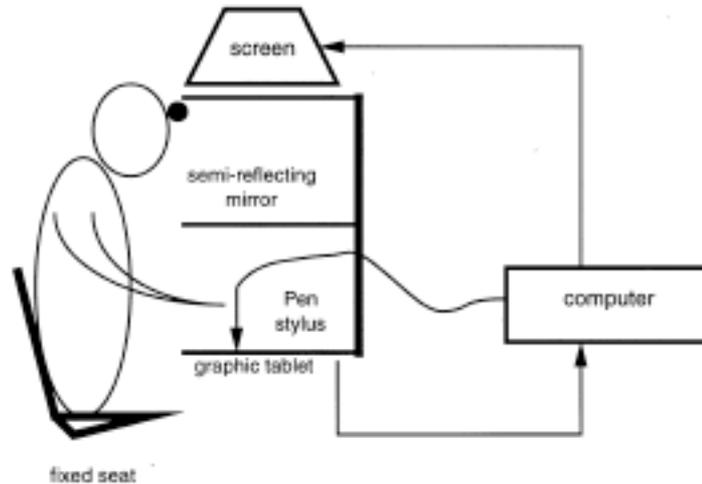
Modello inverso: determina i comandi motori in uscita (necessari per ottenere la conseguenza sensoriale desiderata), in base ai segnali sensoriali in ingresso

L'organizzazione del movimento

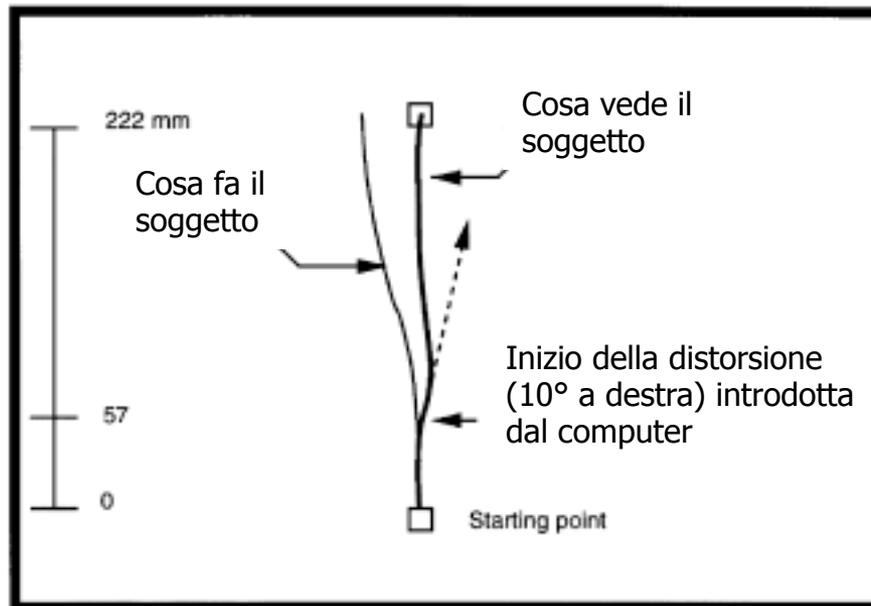
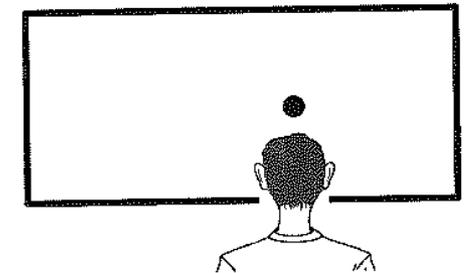
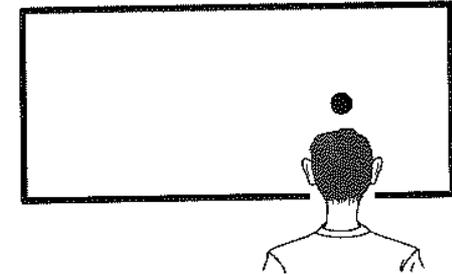
- Mentre i sistemi sensoriali trasformano energia fisica in segnali nervosi, i sistemi motori trasformano segnali nervosi in forza contrattile muscolare per generare i movimenti.
- L'uomo ha un'straordinaria e unica capacità di compiere movimenti fini mentre esegue altri compiti cognitivi (ad es. parlare mentre passeggia o guida).
- La mancanza di sforzo con cui eseguiamo la maggior parte dei compiti motori complessi (senza pensare alla contrazione muscolare e al movimento delle articolazioni) è uno degli aspetti più sorprendenti della funzione motoria.
- Possiamo essere consapevoli dell'intenzione, della pianificazione di una sequenza di azioni, ma non dei dettagli dei movimenti, che si susseguono in modo fluido e automatico.

“Noi non sappiamo ciò che facciamo”

La provocazione di Chris Frith in “Inventare la mente” (2007)



Illusione di Roelofs



«Il mio cervello sa agire perfettamente anche senza di me» Frith, 2007

L'organizzazione del movimento

- La fluidità con cui eseguiamo i movimenti in modo automatico, dipende da un flusso di informazioni sensoriali (visive, somatosensitive e posturali) che raggiungono i sistemi motori
- Sherrington fu uno dei primi a rendersi conto dell'importanza delle informazioni sensoriali per la regolazione dei movimenti
- La perdita di tali informazioni (ad es., la perdita della sensibilità degli arti) rende il movimento meno fluido, impreciso. Caso di Jonathan Cole (1991)

I.W. non era in grado di percepire alcuna sensazione tattile o propriocettiva al di sotto del collo. Non era in grado di dire dove si trovassero i suoi arti nello spazio, in assenza di visione. Al buio non era in grado di camminare e nemmeno di stare in piedi

Tipi di movimento

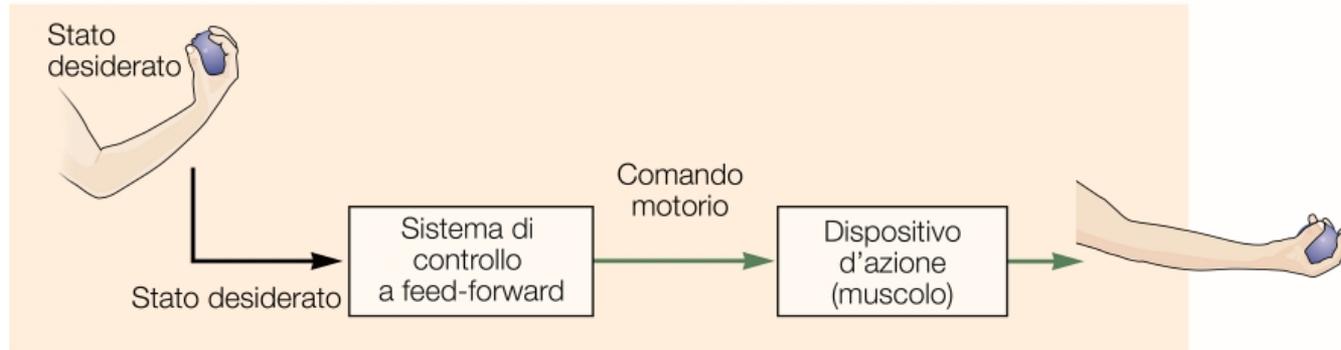
- **Riflessi:** risposte stereotipate, *schemi coordinati involontari* di contrazioni e rilasciamenti muscolari prodotti da stimoli periferici; presentano uno scarsissimo controllo corticale
 - si presentano come risposte isolate negli animali con sezione delle vie motorie che connettono i centri superiori con il midollo spinale (*animali decerebrati o spinali*)
- **Attività motorie ritmiche:** l'inizio e la fine sono di solito prodotti intenzionalmente, ma poi la sequenza dei movimenti ritmici ripetitivi può continuare automaticamente (ad es., camminare, masticare).
- **Volontari:** intenzionali e diretti ad uno scopo, possono essere elicitati da stimoli esterni o prodotti intenzionalmente; vengono appresi e perfezionati con l'esperienza.

Movimenti volontari e meccanismi a feedback e anticipatori

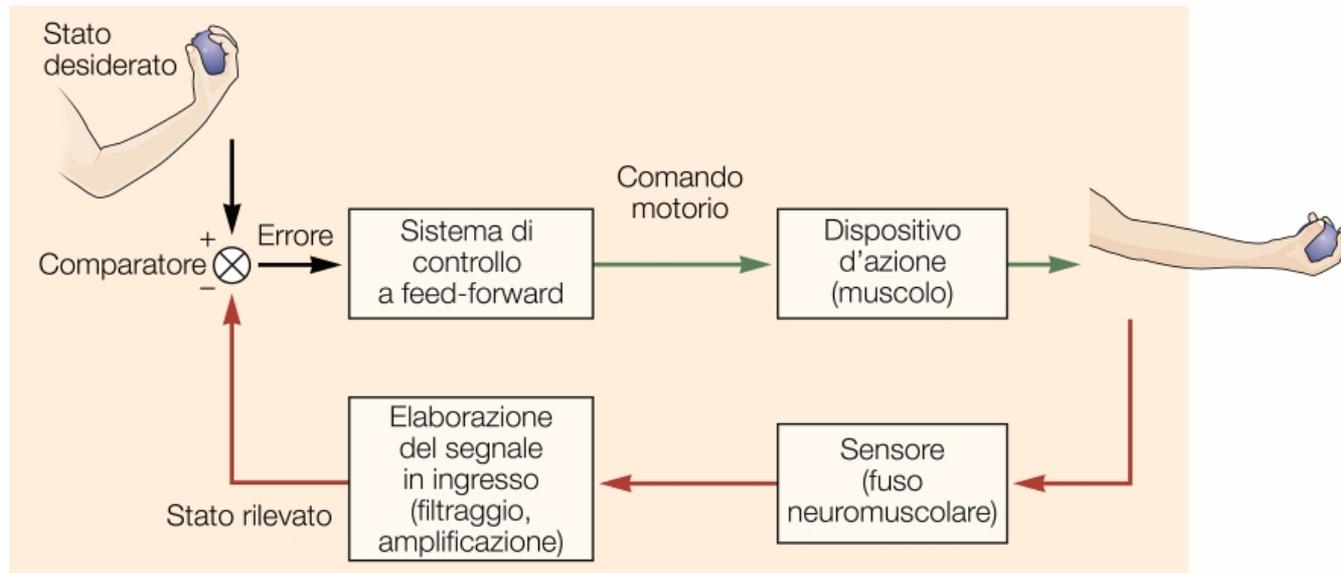
- I movimenti volontari vengono perfezionati con la pratica, che ci permette di prevedere ed evitare gli ostacoli presenti nell'ambiente, come anche correggere le eventuali perturbazioni del corpo, in due modi:
- **Meccanismi a feed-forward o anticipatori/predittivi**
 - Agiscono prima che le perturbazioni diventino operative
 - Si basano sia su informazioni provenienti dagli organi di senso che desunte dall'esperienza
- **Meccanismi a feed-back o servocontrollo**
 - I segnali provenienti dagli organi di senso vengono confrontati con un segnale di riferimento, che rappresenta la condizione da mantenere (es. caldaia)
 - La differenza tra questi due segnali costituisce un segnale di errore che viene utilizzato per regolare l'uscita motoria

Controllo anticipatorio e a feed-back

A Controllo a feed-forward

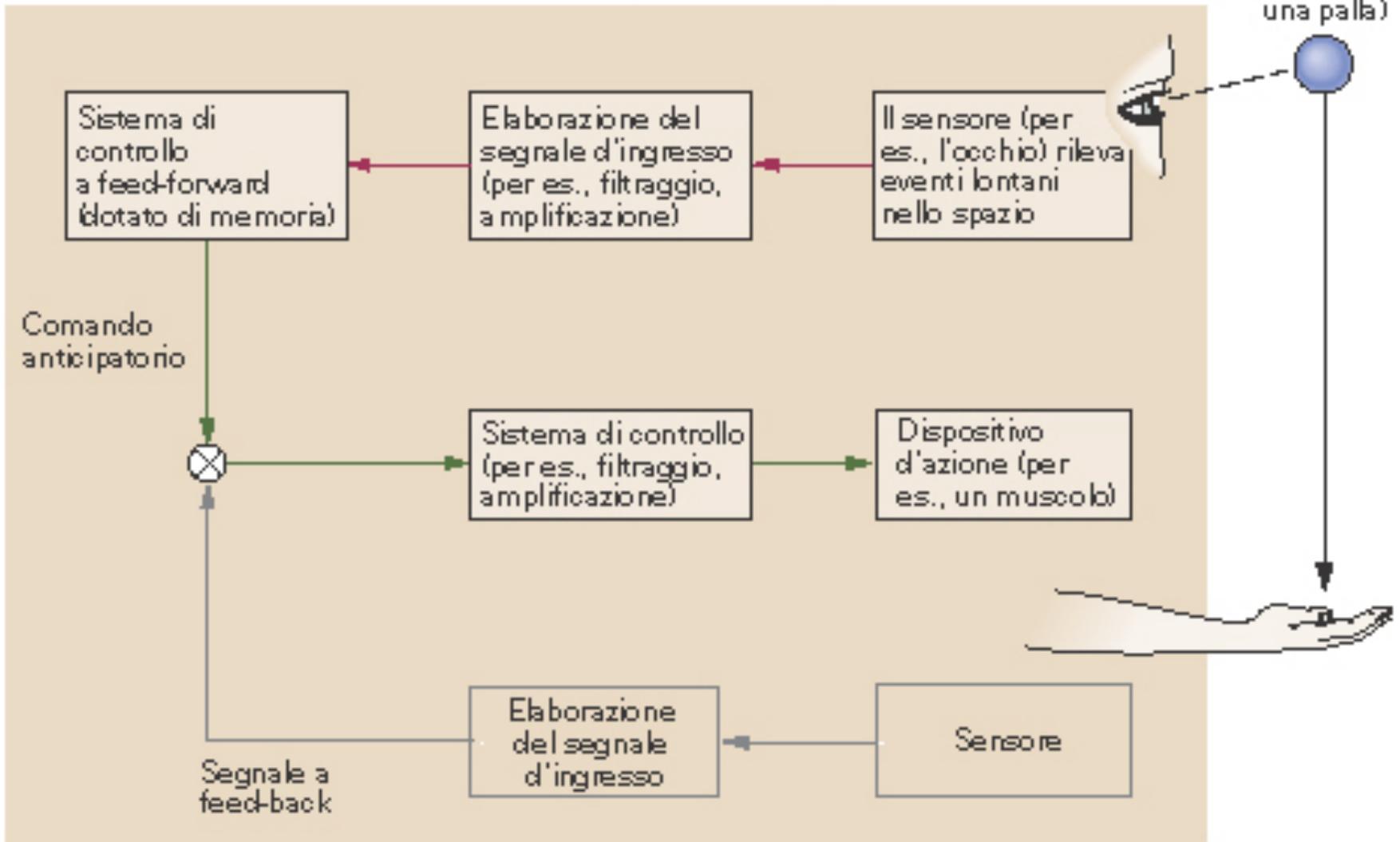


B Controllo a feedback



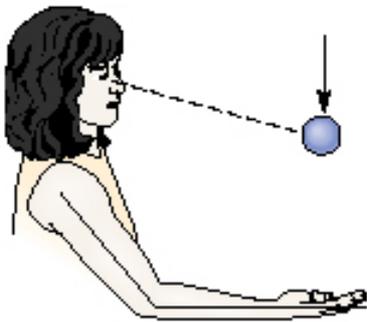
Controllo anticipatorio

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

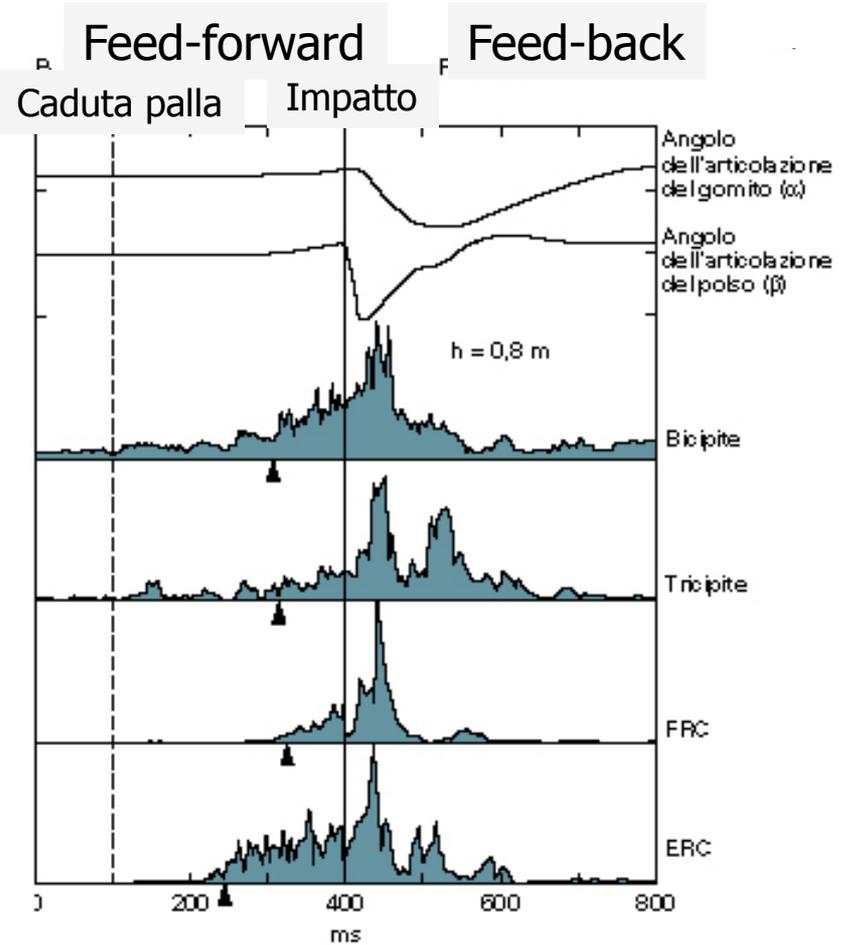
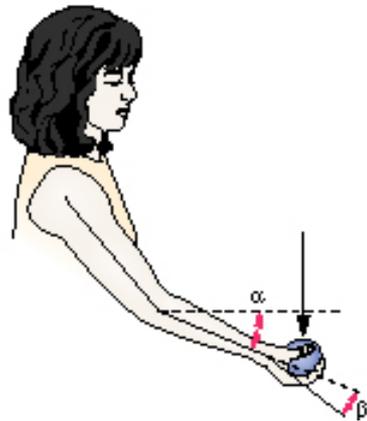


Controllo anticipatorio e a feed-back

A Feed-forward



Feed-back

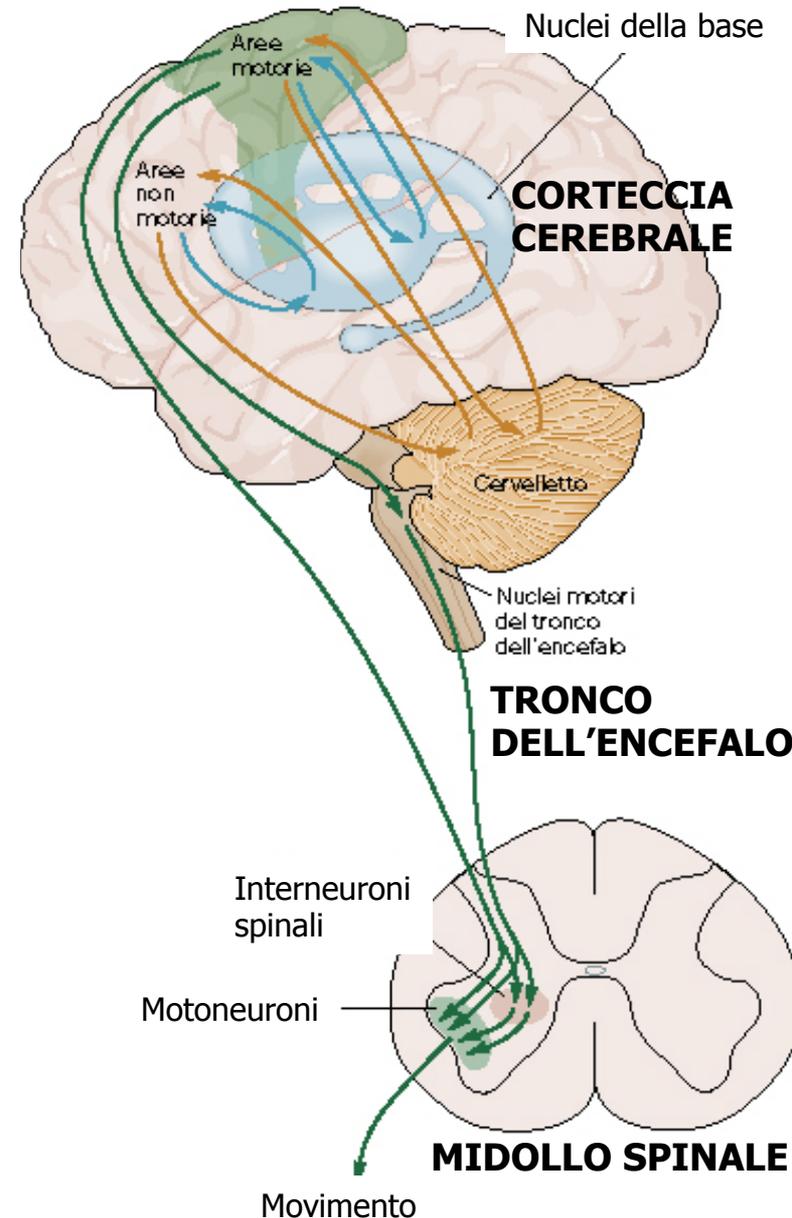


L'organizzazione del movimento

- 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.
- I livelli superiori "sfruttano" questi circuiti riflessi dei livelli inferiori, evitando di specificare in modo accurato i tempi in cui convogliare i segnali discendenti di attivazione dei singoli muscoli.
- Sono le afferenze sensoriali che raggiungono i livelli inferiori a determinare i dettagli temporali (selezione dei tempi di attivazione dei muscoli) di un movimento.
- Gli schemi di coordinazione dei circuiti spinali sono stereotipati (*gatto spinale* in grado di camminare sul tappeto mobile e superare un ostacolo toccato, ma non di sollevare la zampa prima dell'impatto, anticipandolo con la vista).

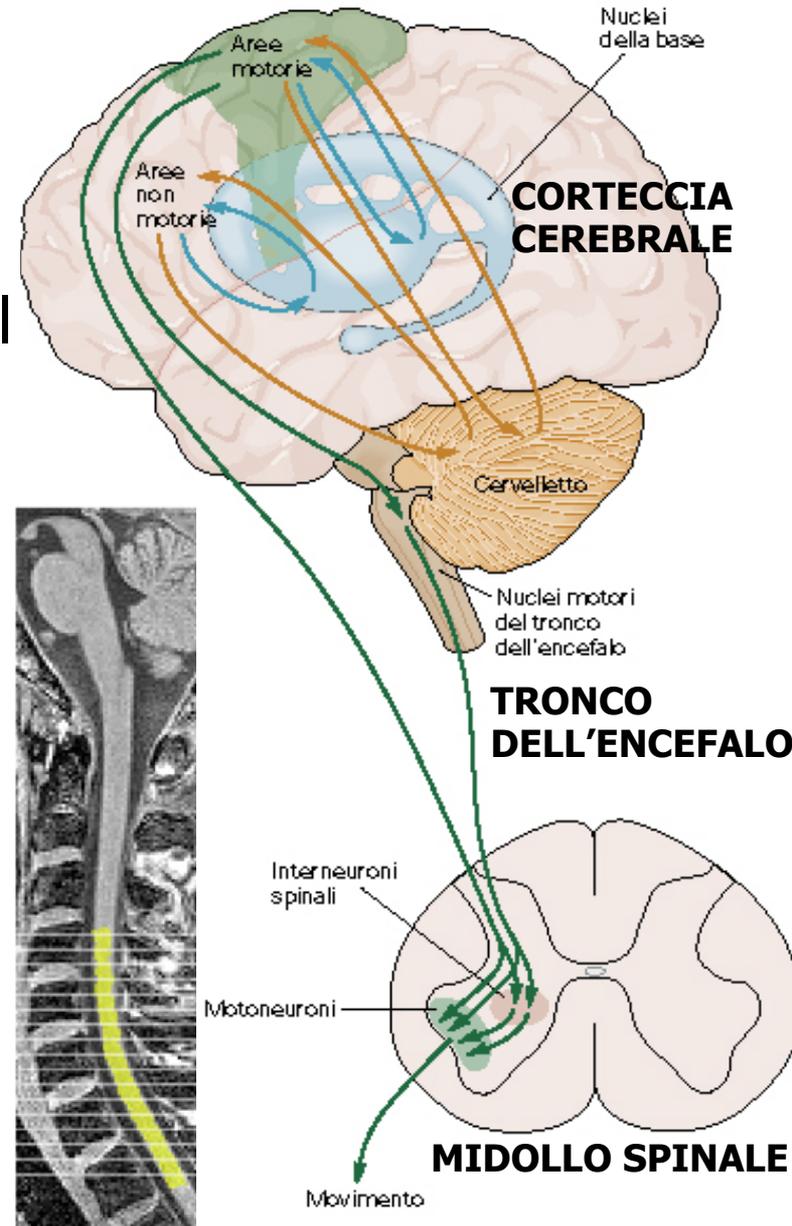
Organizzazione gerarchica

- Il sistema motorio è organizzato **gerarchicamente**.
- Prima dimostrazione: il midollo spinale isolato dal tronco e dal proencefalo può ancora generare alcune forme di comportamento organizzato (riflessi e movimenti ritmici come la deambulazione).
- Midollo spinale, tronco dell'encefalo e corteccia cerebrale contengono circuiti motori progressivamente più complessi e interconnessi tra di loro.



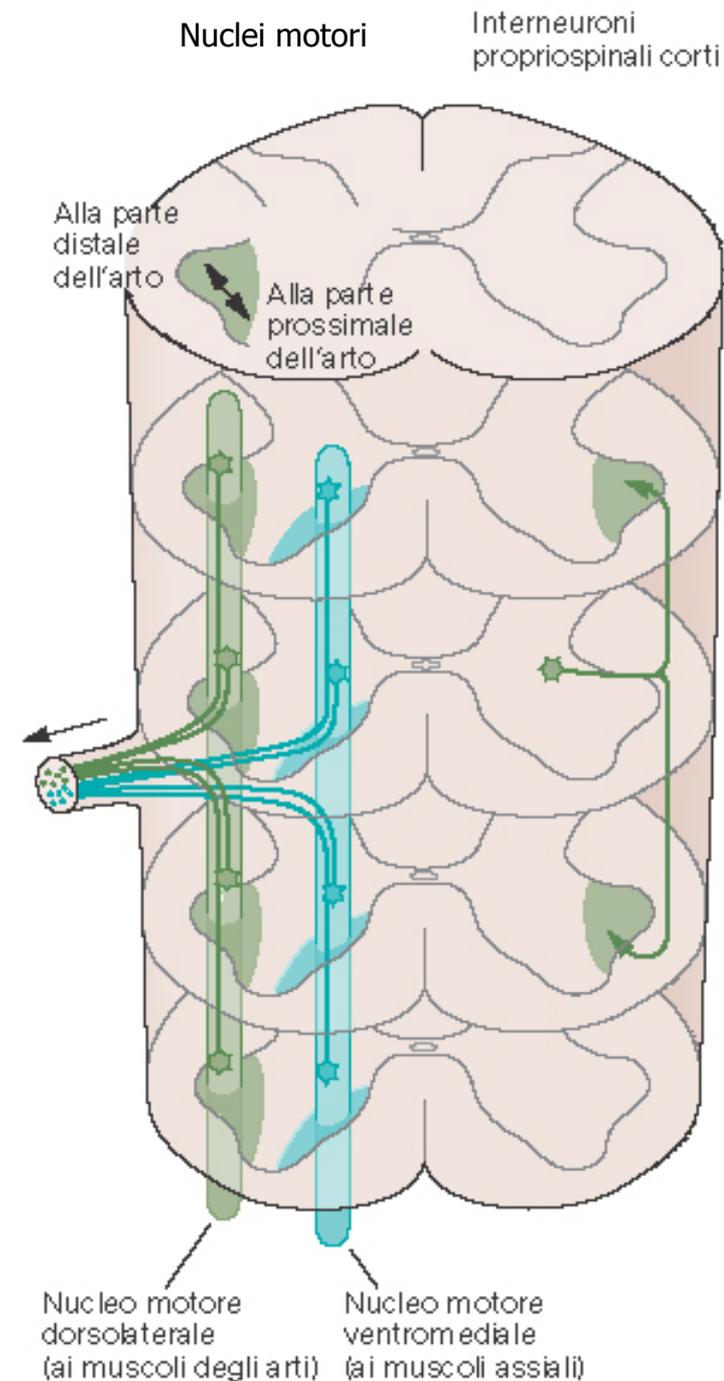
Organizzazione gerarchica

- **Corteccia cerebrale:** media gli aspetti più complessi del comportamento volontario
- **Tronco dell'encefalo:** partecipa al controllo della postura e dei movimenti distali; controlla anche i movimenti di occhi e capo
- **Midollo spinale:** contiene circuiti neuronali che mediano vari riflessi automatici e stereotipati; sede dei motoneuroni spinali o "via finale comune" di tutte le azioni motorie
- *Nuclei della base e cervelletto* modulano i sistemi motori della corteccia e del tronco



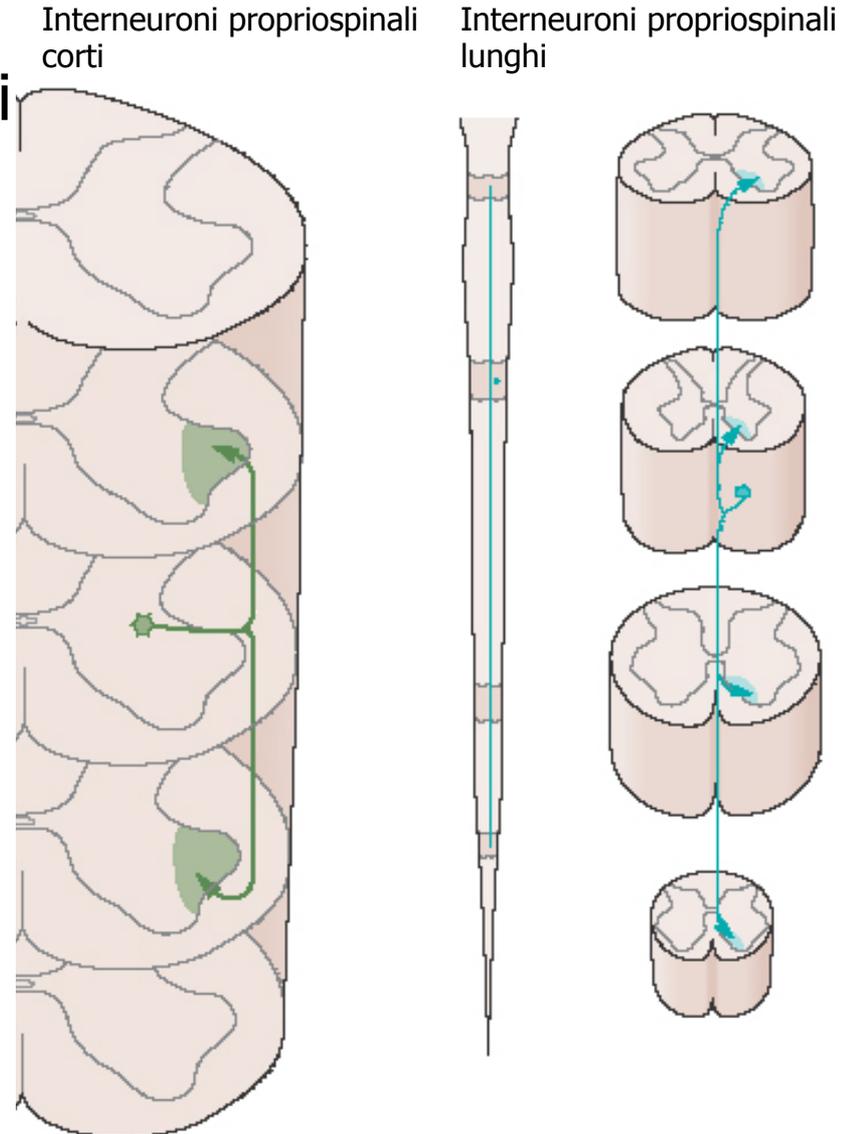
I motoneuroni spinali

- Il movimento viene eseguito dai motoneuroni spinali
- Sono raggruppati in *nuclei motori*, formando colonne longitudinali di cellule che occupano da uno a 4 segmenti spinali
- Regola *prossimo-distale*: I motoneuroni che innervano i muscoli più prossimali sono disposti in posizione più mediale rispetto a quelli che innervano i muscoli più distali
- Stessa specializzazione per gli interneuroni locali



Gli interneuroni propriospinali

- I nuclei motori laterali sono interconnessi fra di loro da neuroni propriospinali con assone corto che connettono pochi segmenti
- I nuclei motori mediali sono interconnessi da neuroni propriospinali dotati di assoni lunghi che attraversano diversi segmenti del midollo
- Ciò permette la contrazione coordinata dei muscoli assiali durante gli aggiustamenti posturali...
- ...E una maggiore indipendenza di azione (= schemi di attivazione molto diversi fra loro) per i muscoli più distali



Tronco e modulazione spinale

- Il tronco dell'encefalo contiene nuclei motori che controllano i muscoli facciali (nuclei motori del trigemino, del facciale e dell'ipoglosso) e molti gruppi di neuroni che proiettano alla sostanza grigia del midollo spinale.
- Queste proiezioni discendenti sono state suddivise in due gruppi principali:

- **Vie mediali**

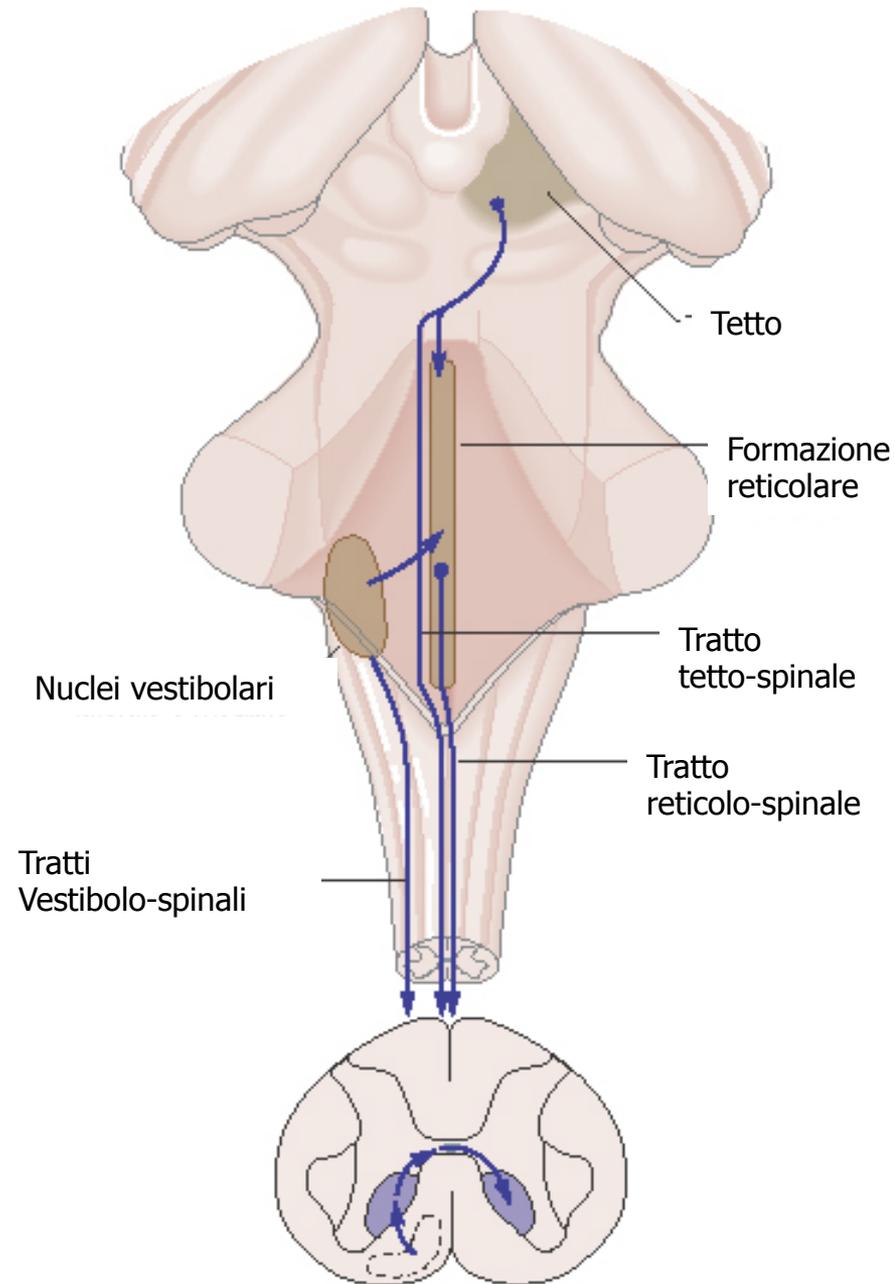
- Sistema di controllo della postura
- Componente filogeneticamente più antica

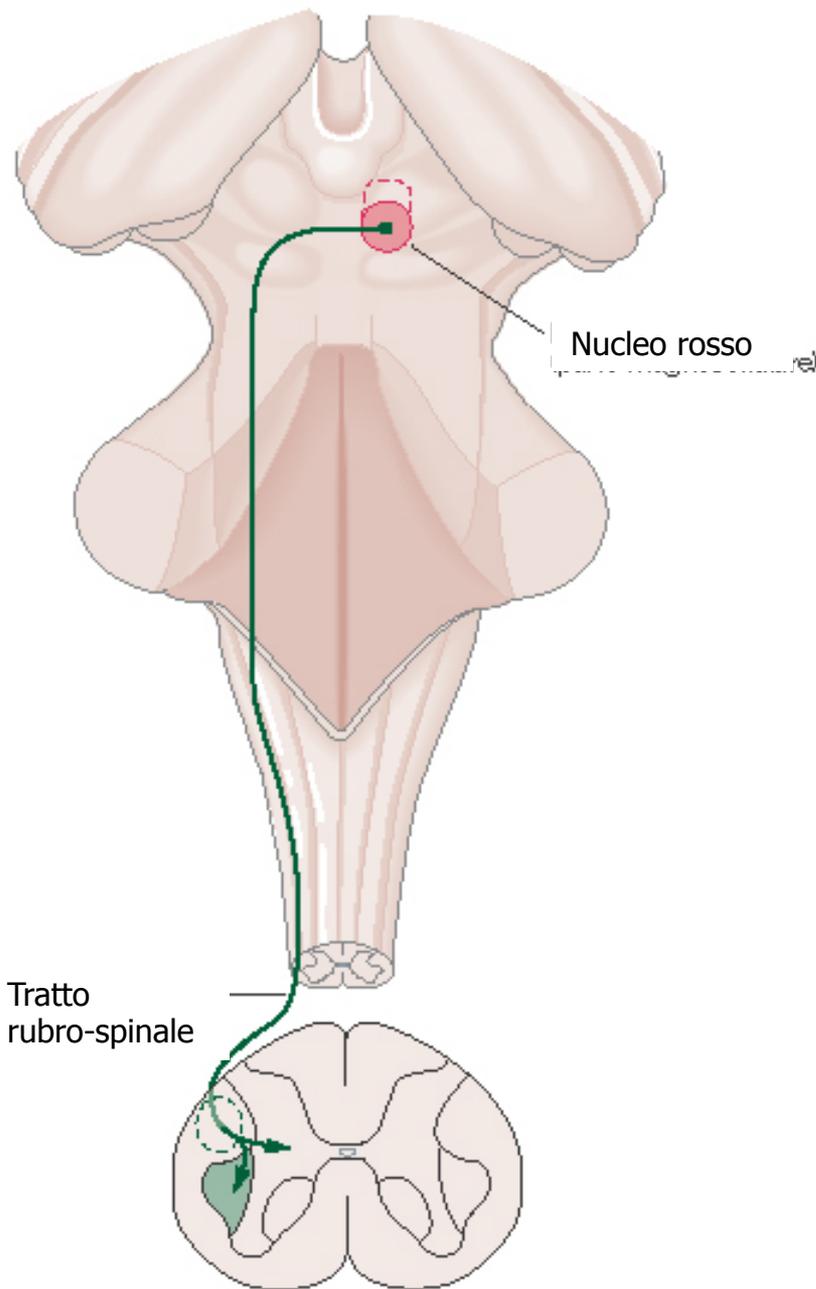
- **Vie laterali**

- Implicate nel controllo dei movimenti degli arti diretti ad uno scopo (ad es. raggiungimento e manipolazione)

Vie mediali del tronco

- Sistema di controllo della postura
- Tre tratti: vestibolospinali, reticolospinali, tettospinali
- Terminano preval. sugli interneuroni propriospinali lunghi della parte ventromediale, influenzando i motoneuroni che innervano i muscoli assiali e prossimali
- Singoli assoni hanno dunque un'ampia area di terminazione = possono esercitare il controllo su diversi nuclei motori funzionalmente correlati fra loro





Vie laterali del tronco

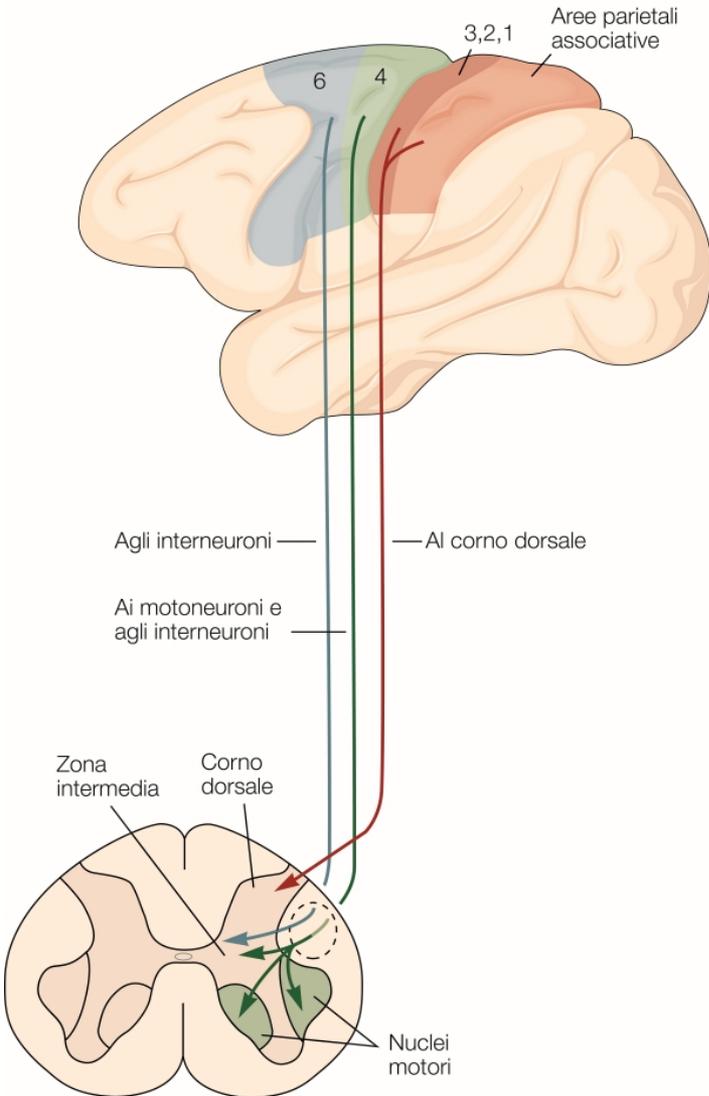
- Implicate nel controllo dei movimenti degli arti diretti ad uno scopo (ad es. raggiungimento e manipolazione)
- Via rubrospinale (dal nucleo rosso)
- Terminano sugli interneuroni propriospinali corti della parte dorsolaterale, influenzando i motoneuroni che controllano i muscoli distali degli arti

Corteccia e modulazione del tronco e del midollo spinale

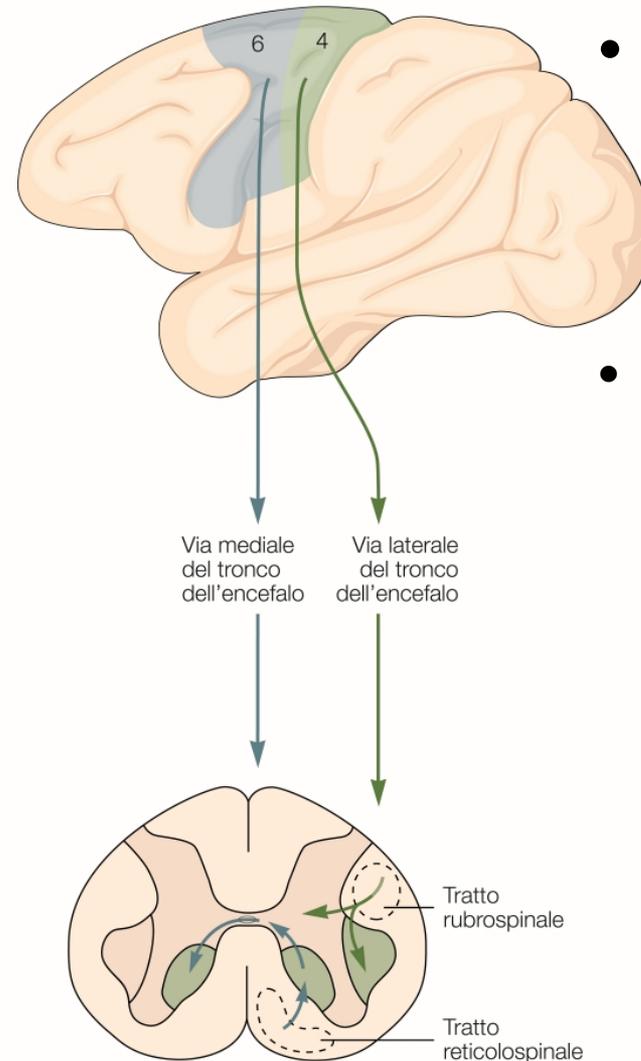
- I segnali di controllo provenienti dalle aree motorie della corteccia cerebrale permettono di organizzare atti motori complessi ed eseguire con precisione movimenti fini
- I comandi vengono convogliati in due tratti diretti:
 - Fibre cortico-bulbari, verso i nuclei motori del tronco che innervano i muscoli del capo e della faccia (connessioni monosinaptiche con i motoneuroni dei nuclei motori del trigemino, del facciale e dell'ipoglosso)
 - Fibre cortico-spinali, verso i motoneuroni spinali che innervano i muscoli del tronco e degli arti
- Anche influenza indiretta sui motoneuroni spinali attraverso fibre che agiscono sulle vie discendenti del tronco (ad es. cortico-reticolo-spinale, ecc.)

Corteccia e vie dirette e indirette

A Vie dirette



B Vie indirette

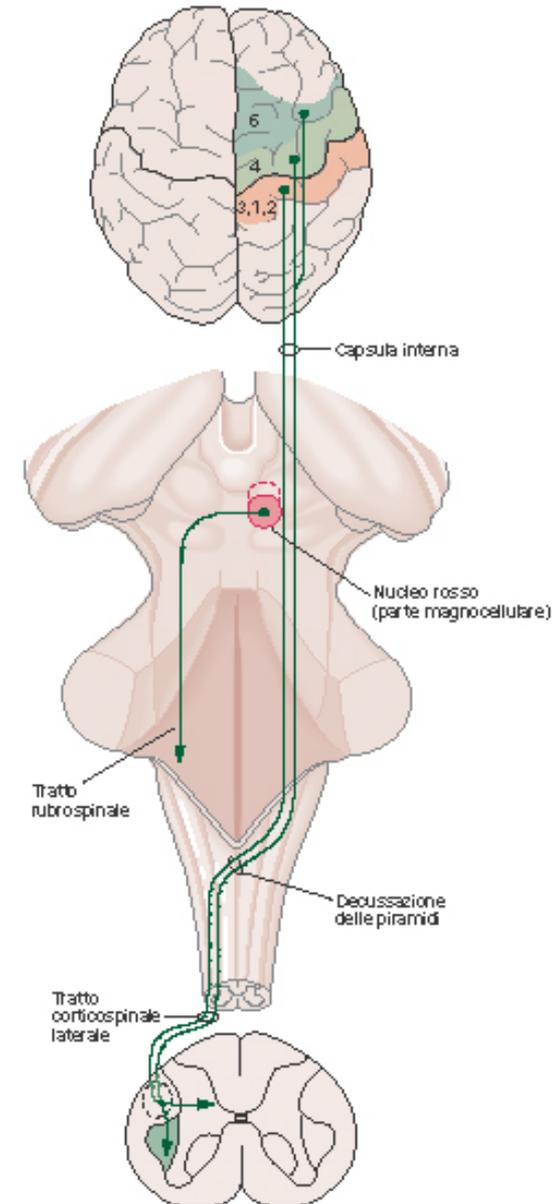


- Il tratto corticospinale è composto da circa 1 milione di assoni
- un terzo origina dal giro precentrale dove si trova M1 o BA4, un terzo dalla corteccia premotoria o BA6, gli altri da S1 e regolano la ritrasmissione dei segnali afferenti a livello del corno dorsale

Corteccia e modulazione spinale

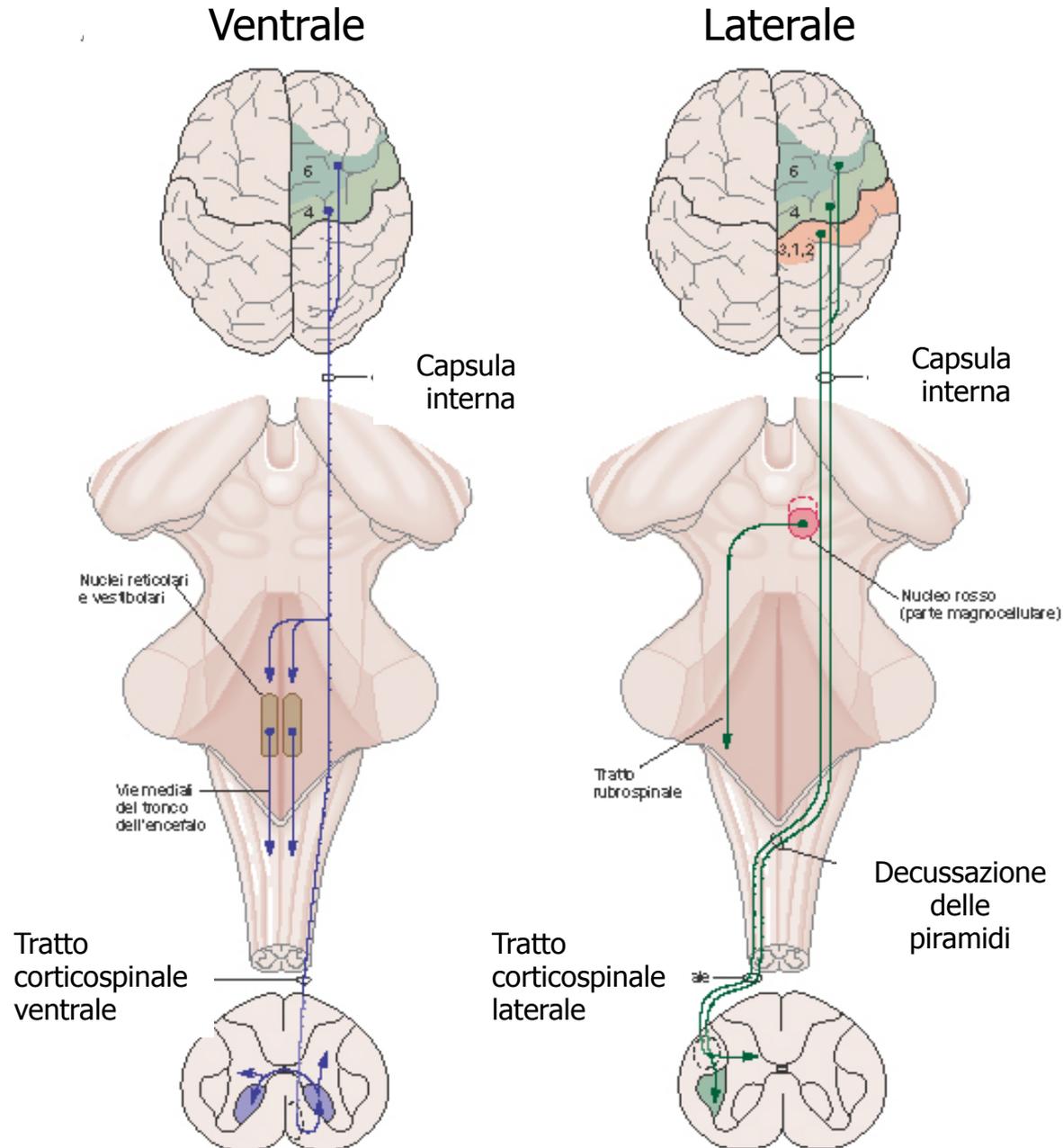
- Insieme alle fibre cortico-bulbari, quelle corticospinali decorrono nel braccio posteriore della capsula interna, arrivando nella parte ventrale del mesencefalo
- A livello del bulbo (o midollo allungato) formano la cosiddetta piramide bulbare:
 - tre quarti delle fibre qui attraversa la linea mediana (**decussazione delle piramidi**) e scende nella parte dorsale della colonna laterale (colonna dorsolaterale), formando il tratto corticospinale laterale
 - Le fibre non crociate discendono nella colonna ventrale e formano il tratto corticospinale ventrale

B. Tratto corticospinale laterale



Tratti cortico-spinali

- Le suddivisioni laterale e ventrale del tratto cortico-spinale terminano a livello delle stesse regioni della sostanza grigia del midollo spinale in cui terminano i sistemi laterale e mediale che si originano dal tronco dell'encefalo



Movimenti volontari e principi psicofisici

- Le ricerche di psicofisica hanno dimostrato che i movimenti volontari sono governati da particolari leggi:
 1. Possiedono caratteristiche invarianti e sono generati da programmi motori
 2. Il tempo di reazione varia in funzione della quantità di informazioni che vengono elaborate
 3. La velocità è inversamente correlata con la precisione

Movimenti volontari e principi psicofisici

1. Possiedono caratteristiche invarianti e sono generati da **programmi motori**
 - Il movimento diretto ad uno scopo è rappresentato a livello cerebrale in forma astratta e non in termini di movimenti articolari e contrazioni
 - il sistema nervoso centrale si prefigura il risultato delle azioni motorie in modo indipendente dal tipo di effettore utilizzato e dalle modalità attraverso le quali vengono compiute le azioni (Hebb: *equivalenza motoria*)

A Able was I ere I saw Elba

Mano destra (dominante)

B Able was I ere I saw Elba

Mano destra con polso immobilizzato

C Able was I ere I saw Elba

Mano sinistra

D Able was I ere I saw Elba

Penna fra i denti

E Able was I ere I saw Elba

Penna fissata al piede

Movimenti volontari e principi psicofisici

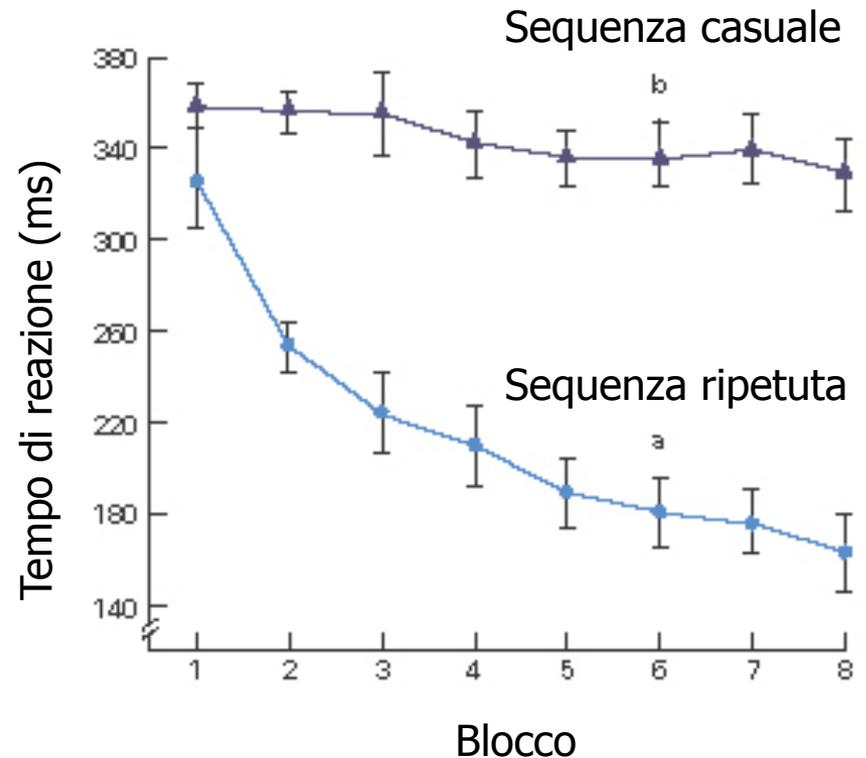
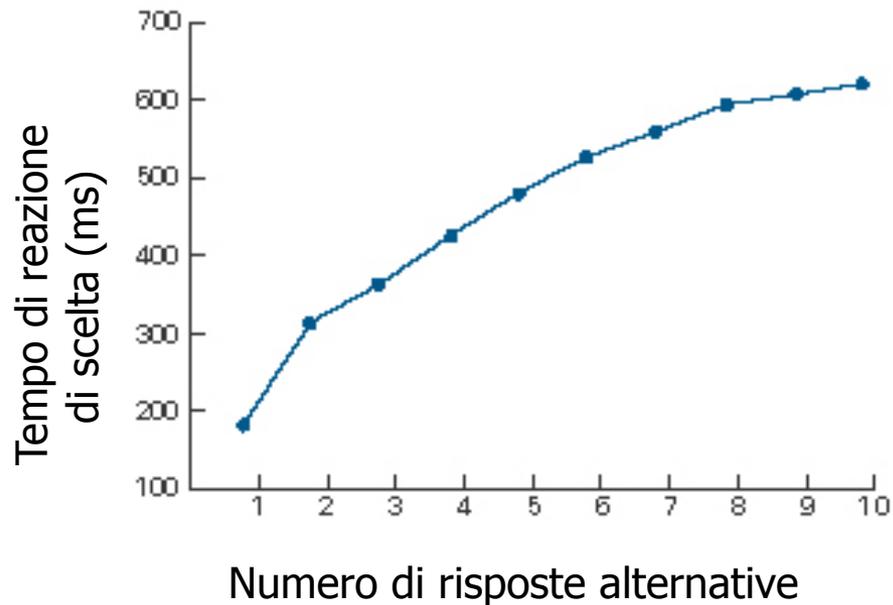
1. Possiedono caratteristiche invarianti e sono generati da programmi motori
 - Sia la velocità iniziale che l'accelerazione del movimento (ad es. della mano) variano proporzionalmente alla loro distanza dal bersaglio: l'ampiezza del movimento viene dunque *pianificata* prima dell'inizio del movimento
 - Questa pianificazione viene detta *programma motorio*, e specifica le caratteristiche spaziali del movimento e gli angoli di rotazione delle articolazioni (cinematica del movimento), come anche le forze necessarie (dinamica del movimento)
 - Ad es., nel prendere un oggetto tra indice e pollice, forza della presa e accelerazione della mano sono regolate da quanto si ritiene che l'oggetto sia scivoloso (feed-forward) sia da quanto l'oggetto pare scivoloso ai recettori cutanei (feed-back)
 - Le azioni complesse sono scomposte in movimenti elementari dalle caratteristiche spaziali e temporali molto stereotipate (*elementi basilari del movimento* o *schemi del movimento*)

Movimenti volontari e principi psicofisici

2. Il tempo di reazione varia in funzione della quantità di informazioni che vengono elaborate
 - Il tempo di reazione (RT) dipende anche da fattori come la distanza che i segnali nervosi devono percorrere e la modalità dello stimolo (ad es., risposte volontarie a stimoli propriocettivi comprese tra 80-120 ms, mentre a stimoli visivi tra 150-180 ms, per il maggior numero di stazioni sinaptiche a livello retinico; i riflessi monosinaptici a stiramenti muscolari della stessa ampiezza sono di appena 40 ms)
 - Aumenta se si deve scegliere tra più alternative di risposta...
 - ...e diminuisce con l'apprendimento perché gli stimoli diventano prevedibili

Movimenti volontari e principi psicofisici

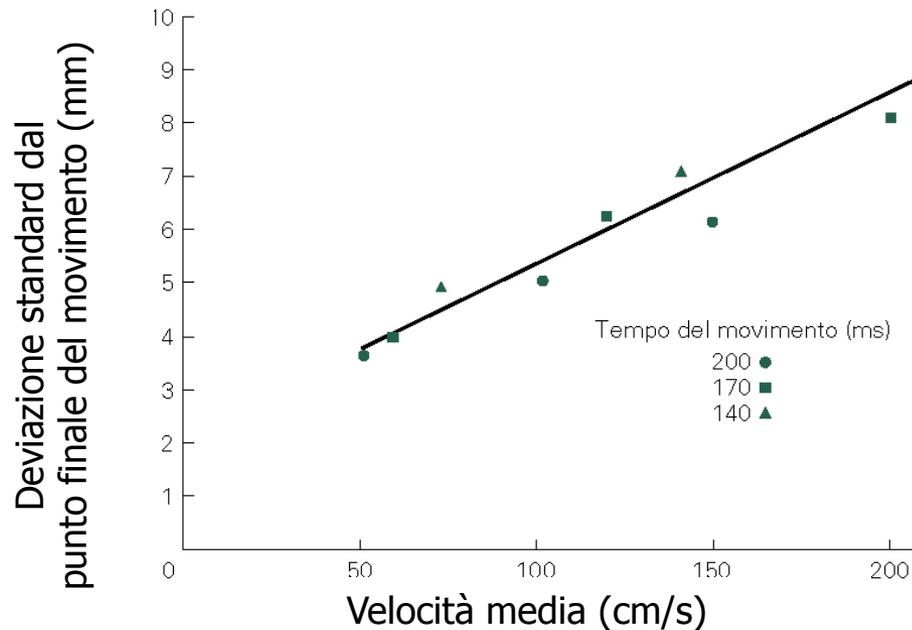
- Aumenta se si deve scegliere tra più alternative di risposta
- Diminuisce con l'apprendimento perché gli stimoli diventano prevedibili



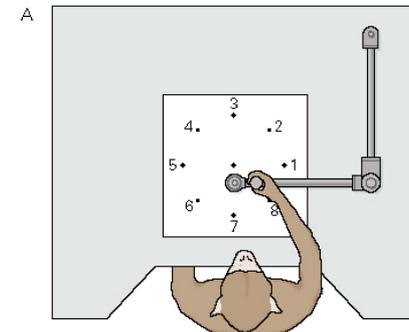
Movimenti volontari e principi psicofisici

3. La velocità è inversamente correlata con la precisione

- All'aumentare della velocità diminuisce la precisione del movimento (minor tempo per correzioni a feed-back)



- Sia l'accuratezza che la velocità del movimento aumentano con l'apprendimento (es., movimenti di raggiungimento o reaching)



Dopo 16 giorni Dopo 24 giorni Dopo 35 giorni

Esercitazioni

- In un 'modello inverso':
 - a) i comandi motori vengono trasformati in conseguenze sensoriali attese
 - b) le conseguenze sensoriali desiderate vengono trasformate in comandi motori
 - c) l'input è determinato dalla copia efferente
 - d) l'output è rappresentato dalla copia afferente
- Un 'modello diretto':
 - a) stima i segnali motori desiderati in base ai segnali sensoriali in uscita
 - b) determina i comandi motori in uscita in base ai segnali sensoriali in ingresso
 - c) stima i segnali sensoriali desiderati in base ai segnali motori in uscita
 - d) Ha come input i segnali sensoriali afferenti

Esercitazioni

- I meccanismi di controllo a feed-forward:
 - a) agiscono dopo che le perturbazioni diventino operative
 - b) rispondono a segnali provenienti dagli organi di senso
 - c) agiscono prima che le perturbazioni diventino operative
 - d) si basano solo sulle informazioni desunte dall'esperienza

- I meccanismi di controllo a feed-back:
 - a) agiscono prima che le perturbazioni diventino operative
 - b) rispondono a segnali provenienti dagli organi di senso
 - c) agiscono dopo un po' che le perturbazioni diventino operative
 - d) si basano sulle informazioni desunte dall'esperienza

Esercitazioni

- Secondo la regola *prossimo-distale*:
 - a) i muscoli prossimali sono quelli vicini al tronco mentre quelli distali sono i muscoli degli arti
 - b) i muscoli del tronco sono distali rispetto a quelli prossimali degli arti
 - c) i motoneuroni che innervano i muscoli più distali sono disposti in posizione più mediale rispetto a quelli che innervano i muscoli più prossimali
 - d) i motoneuroni che innervano i muscoli più prossimali sono disposti in posizione più mediale rispetto a quelli che innervano i muscoli più distali
- Secondo il principio di *equivalenza motoria*:
 - a) Il SNC programma le azioni in termini di movimenti articolari e contrazioni
 - b) Il SNC rappresenta lo scopo dei movimenti in forma astratta, indipendentemente dal tipo di effettore utilizzato
 - c) Un movimento equivale ad un altro quando ha uno scopo simile
 - d) Il SNC specifica le caratteristiche spaziali del movimento

Esercitazioni

- Gli interneuroni spinali corti:
 - a) si trovano nella porzione corta del midollo spinale
 - b) non permettono l'indipendenza di azione dei muscoli distali
 - c) permettono una maggiore indipendenza di azione
 - d) Tutte le precedenti

- Gli interneuroni spinali lunghi:
 - a) permettono la contrazione coordinata dei muscoli assiali
 - b) contribuiscono agli aggiustamenti posturali
 - c) non contribuiscono all'indipendenza di azione dei muscoli distali
 - d) Tutte le precedenti

Esercitazioni

- Dalla corteccia partono:
 - a) Fibre cortico-spinali che decussano a livello bulbare e controllano i muscoli assiali
 - b) Fibre tetto-spinali che partecipano al controllo della postura
 - c) Fibre cortico-spinali che decussano a livello bulbare e non controllano i muscoli assiali
 - d) Fibre cortico-spinali che non decussano a livello bulbare e controllano i muscoli assiali
- Tra le vie discendenti motorie troviamo:
 - a) Una via rubro-spinale che parte dalla corteccia e controlla i movimenti dei muscoli distali
 - b) Una via vestibolo-spinale che parte dal tronco dell'encefalo e controlla i movimenti dei muscoli distali
 - c) Delle vie cortico-bulbari che controllano i muscoli della testa e della faccia
 - d) Nessuna delle precedenti