

**ANALISI DI SCHEMI BIOFISICI APPLICATI ALL'INTERPRETAZIONE
DELLA GENESI DEL MOVIMENTO**

**CIRCUITI SPINALI PRIMARI CONNESSI COL MOTO E SISTEMA
A FEED-BACK (Prima parte)**

M. BEJOR *, A. MOSCHI *°

L'organizzazione neurale del sistema motorio, pur in una ineccepibile consequenzialità, è estremamente complessa comprendendo varie stazioni differentemente connesse quali la corteccia cerebrale, i gangli della base, il bulbo, il cervelletto ed il midollo spinale.

Queste formazioni sono distinte in centri superiori e centri inferiori, essendo questi ultimi rappresentati dalle stazioni comprese nei vari livelli del midollo spinale. I centri superiori ricevono dal midollo spinale dei segnali sensoriali, li elaborano e trasmettono dei segnali motori a particolari circuiti neurali situati a livello spinale i quali, a loro volta, li ritrasmettono agli alfa-motonuroni dei muscoli.

I circuiti spinali, che vengono denominati anche circuiti primari, sono sempre interessati nella genesi di qualsiasi movimento, possono essere condizionati dai centri nervosi superiori ma si crede possano agire anche indipendentemente. Noi riteniamo che nella neurofisiologia del moto, specie del moto veloce, questi circuiti primari debbano essere attentamente considerati in quanto la loro possibile indipendenza permette quella autonomia spinale nel controllo del movimento che ha un ruolo essenziale nella locomozione in genere ed in quella rapida in particolare.

In questo gruppo di note abbiamo rielaborato alcune acquisizioni nel tentativo di presentarle in modo organico e corretto pur cercando di mantenerle nell'ambito di un'esposizione la più semplice possibile.

Questi concetti permettono di spiegare meglio i meccanismi di elaborazione degli stimoli che sono alla base dei movimenti veloci non direttamente controllati dai centri nervosi superiori.

In questa prima parte, l'analisi dello shunting spinale dei centri detti circuiti spinali primari e lo studio dei sistemi a feed-back di Houk ed Henneman, rappresentano il nucleo essenziale dell'esposizione.

* * *

Il midollo spinale invia ai centri nervosi superiori dei segnali sensoriali input che vengono elaborati e convertiti in segnali motori output; i segnali output sono trasmessi lungo le vie midollari a dei particolari

* Clinica Ortopedica e Traumatologica dell'Università degli Studi di Pavia.

° Medico Federale.

circuiti, detti circuiti primari, i quali a loro volta li ritrasmettono agli alfa-motoneuroni dei muscoli. I circuiti primari possono però generare automaticamente degli output motori, intendendosi in questo caso per autonomia l'indipendenza dai centri superiori. Queste due possibilità di moto, dipendente ed indipendente dai centri superiori sembrano corrispondere a due differenti esigenze motorie: una veloce, automatica, ed una più lenta, dipendente dall'attività, volontaria o meno, dei centri superiori.

In neurofisiologia applicata allo sport si possono fare due esempi di impegno motorio che necessitano di differenti sistemi decisionali di controllo: quello del velocista, che necessita di un movimento più rapido che preciso, infatti il suo sistema nervoso centrale non ha bisogno di interpretare e standardizzare gli stimoli sensoriali che gli provengono dalla pista perché essa gli fornisce già un treno di informazioni omogenee; e quello dell'alpinista; questi invece, si muove in un ambiente estremamente eterogeneo che suscita stimoli sensoriali vari, complessi e soprattutto non abitudinali; deve perciò « pensare » il movimento più redditizio per fronteggiare le varie situazioni sensoriali che gli si presentano.

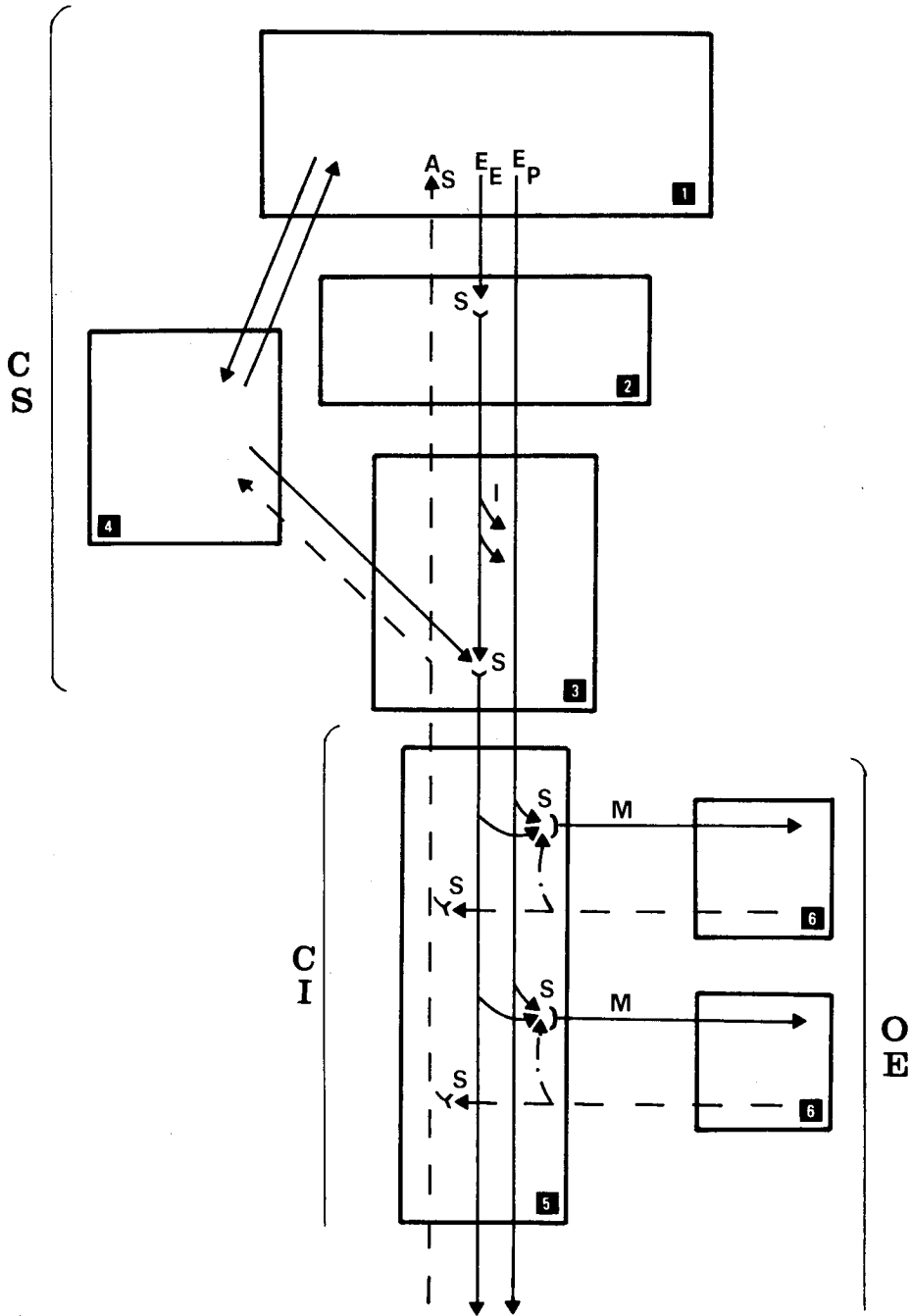
Nella tavola 1 si schematizza l'organizzazione *anatomica* del sistema nervoso motorio. Il sistema nervoso motorio è suddiviso in centri superiori, variamente interconnessi, la cui analisi esula dalla nostra trattazione, ed in centri inferiori. I centri inferiori sono connessi ai centri superiori mediante vie sensoriali afferenti e vie motorie efferenti, e sono interconnessi, mediante dei collegamenti senso-motori, indipendenti dai centri superiori. Queste interconnessioni senso-motorie, che permettono il passaggio di stimoli sensoriali dai recettori muscolari agli alfa-motoneuroni, senza l'impegno delle vie di connessione con i centri superiori, sono dette « shunts ».

Nella tavola 2 si schematizza l'organizzazione *funzionale* di un circuito primario. Il circuito primario comprende una stazione spinale ed una stazione muscolare. La stazione spinale è sede dello shunting neurale, riceve stimoli motori dai centri nervosi superiori e stimoli sensoriali dalla stazione muscolare. La stazione muscolare è l'organo effettore, essa riceve stimoli motori dai propri alfa-motoneuroni e stimoli esterni (la cui natura preciseremo meglio in seguito); da essa partono stimoli sensoriali diretti alla stazione spinale ed ai centri superiori.

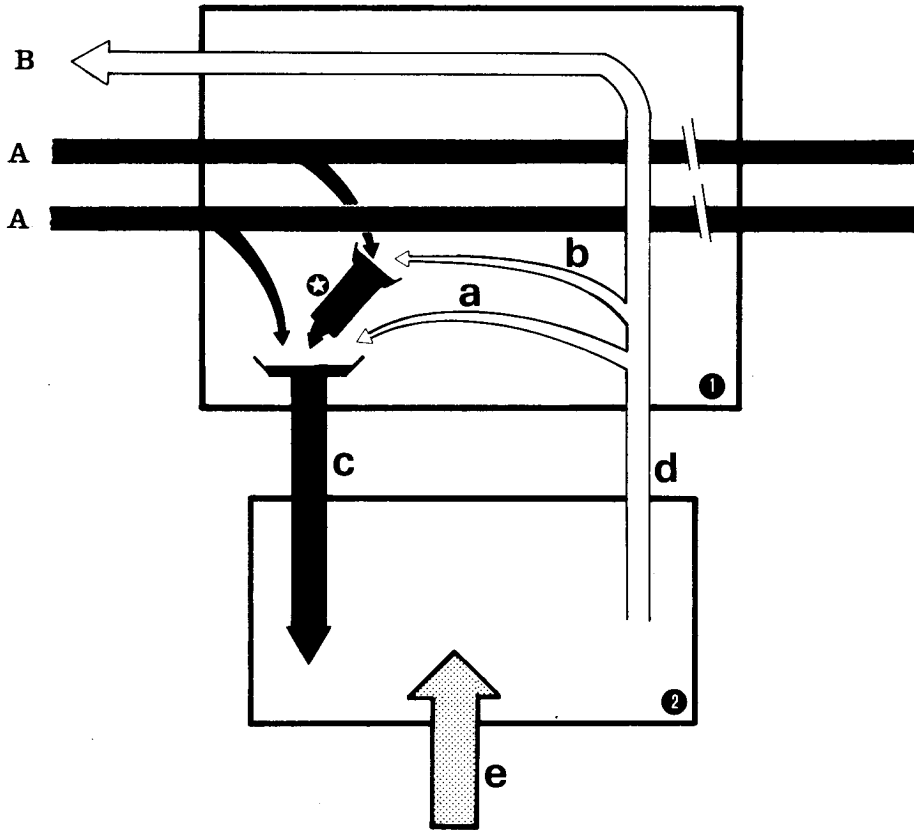
La rappresentazione « funzionale » della tavola 2 può per alcuni aspetti paragonarsi alla rappresentazione « anatomica » della tavola 1 ma non è ad essa sovrapponibile.

Come si può notare nella tavola 2, a livello della stazione spinale, le fibre sensoriali provenienti dai muscoli possono stabilire con i motoneuroni due tipi di connessioni brevi (per connessione lunga intendiamo quella mediata dai centri superiori): uno attraverso delle connessioni dirette ed uno attraverso delle connessioni mediate da interneuroni. In questo secondo caso il circuito primario viene ad essere costituito dalle seguenti parti:

- 1) Il pirenoforo di un alfa-motoneurone.
- 2) Il suo assone.



Tav. 1 - CS: centri superiori; CI: centri inferiori; O.E. organi effettori - 1) corteccia sensorimotoria; 2) gangli della base; 3) bulbo; 4) cervelletto; 5) midollo spinale; 6) muscoli scheletrici.
 AS fibre afferenti sensoriali; EE fibre efferenti extrapiramidali; EP fibre efferenti piramidali; S sinapsi; I interconnessioni; M motoneuroni.



Tav. 2 - 1) stazione degli shunts spinale - 2) stazione muscolare effettrice.
 A - fibre motorie dai centri superiori; B - fibre sensoriali ai centri superiori; a - shunt spinale monosinaptico; b - shunt spinale polisinnaptico (la stella indica un blocco inter-neuronale); c - input motori; d - output sensoriali; e - altri input esterni.

- 3) La sinapsi neuro-muscolare.
- 4) Il muscolo innervato dal motoneurone.
- 5) I recettori sensoriali del muscolo stesso e le loro fibre.
- 6) Una o più cellule interneuroni che inviano i propri assoni agli alfa-motoneuroni.

Il circuito primario spinale è deputato alla regolazione automatica della lunghezza e della tensione del muscolo in rapporto alle condizioni che quest'ultimo si trova via via ad affrontare.

I circuiti primari sono sensibili specialmente a due ordini di stimoli afferenti: input provenienti dalla periferia (provocati da stimoli meccanici) ed input provenienti dal midollo stesso (provocati da stimoli di origine nervosa). Gli stimoli meccanici eccitano i recettori di stiramento

e tensione (fusi neuromuscolari, organi tendinei del Golgi) che, tramite adeguati segnali, innescano una successione di reazioni il cui esito finale è la comparsa di una risposta dinamica del muscolo. Gli stimoli neurali, invece, provocano un'attivazione direttamente nella parte midollare del circuito primario e di lì proseguono attraverso tutto il circuito; possono provocare così la comparsa, tra l'altro, di stimoli sensoriali grazie al rilasciamento o alla contrazione che provocano nel muscolo stesso. Gli stimoli provenienti dai centri superiori sono per la maggior parte rivolti agli interneuroni ma possono anche eccitare direttamente gli alfa-motoneuroni.

I muscoli, una volta attivati, interagiscono tra loro mediante degli impulsi neurali controllati specificatamente dai circuiti spinali primari. Infatti un impulso sensoriale proveniente da un muscolo scheletrico può attivare:

- 1) la componente motoria del muscolo da cui è partito;
- 2) la componente motoria del suo muscolo antagonista diretto;
- 3) la componente motoria di tutti i muscoli circostanti ad esso sinergici od antagonisti.

In altre parole il circuito a feed-back sensoriale proveniente da un muscolo non è limitato solo ai motoneuroni che lo innervano ma si estende, o per via diretta attraverso rami collaterali dei neuroni primari, o per via mediata attraverso dei circuiti interneuronali, ai motoneuroni di altri muscoli. In questa maniera lo stimolo sensoriale si estende a tutti i muscoli, da quelli immediatamente vicini a quelli via via più lontani, in dipendenza dall'intensità e dalla durata dello stimolo che ha innescato il circuito. La distensione o la contrazione di un muscolo determina degli stimoli sensoriali il cui impulso interessa in maniera notevole i motoneuroni del muscolo stesso, un po' meno i motoneuroni del suo antagonista diretto e meno ancora quelli degli altri muscoli sinergici ed antagonisti. Grazie a questa successione di attivazioni interdipendenti, il circuito primario entra a far parte di una vasta rete di circuiti a feed-back in grado di servire un intero gruppo di muscoli.

CARATTERISTICHE GENERALI DEI CIRCUITI DI CONTROLLO A FEED-BACK DURANTE L'ATTIVITA' MUSCOLARE

Si è già accennato ad un sistema di controllo a feed-back che sorveglia ed in parte governa l'attività muscolare.

Prima di entrare in maggiori particolari è bene prendere in considerazione lo schema essenziale del funzionamento di questo tipo di sistema proposto da J. Houk e E. Henneman tra il 1967 ed il 1969. Una delle caratteristiche principali dei sistemi a feed-back di questo tipo è appunto quella di presentare, comunque essi vengano applicati, dei tratti generali in comune.

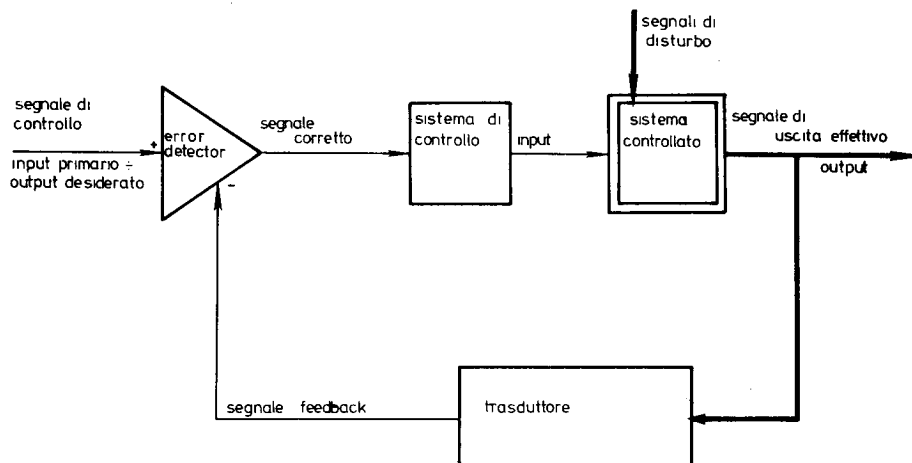


Fig. 1 - Schema a blocchi di un circuito a feed-back. Spiegazione nel testo.

La figura 1 rappresenta uno schema a blocchi in cui un « sistema controllato » (a destra nella illustrazione) riceve un segnale in ingresso « input » che può essere modificato dal « sistema di controllo ». Nel « sistema controllato » il segnale input interagisce con dei segnali di disturbo di varia natura che lo modificano in diversa misura: il risultato di questa interazione rappresenta il « segnale in uscita effettivo » output. Il segnale output effettivo per essere a sua volta in grado di condizionare il generatore di se stesso, o sistema controllato, deve passare attraverso varie fasi. Il segnale output effettivo infatti viene letto dal « sistema di trasduzione » che è un dispositivo sensibile in grado di misurarlo e di convertire la misurazione effettuata in un « segnale feed-back » che viene trasmesso ad un « sistema riconoscitore d'errore » (« error detector »). A questo livello il segnale feed-back è messo a confronto con il segnale di controllo che rappresenta l'input primario dell'intero sistema.

Poiché il segnale di controllo descrive l'output desiderato e/o ottimale del sistema cui è applicato ed il segnale feed-back l'output effettivo, la differenza rilevata dall'« error detector » risulta essere un « segnale modificato » che, applicato al sistema di controllo, altera l'input del sistema controllato in maniera tale da ridurre il più possibile l'ammontare dell'errore commesso (ossia la differenza tra l'output effettivo e l'output desiderato). L'output effettivo viene così riportato il più vicino possibile all'output desiderato.

Come appare evidente da questo schema il segnale feed-back viene ad assolvere due importanti funzioni:

- 1) compensa i segnali di disturbo che altrimenti potrebbero causare la deviazione dell'output effettivo dall'output desiderato; quando assolve questa funzione il sistema a feed-back è detto « regolatore »;

- 2) segue i cambiamenti del segnale di controllo in maniera rapida ed accurata; quando assolve questa funzione il sistema a feed-back è detto « servomeccanismo ».

Entrambe queste funzioni sono necessarie e utilizzate nel controllo a feed-back dell'attività muscolare.

IL CONTROLLO DEI MUSCOLI COME INTERAZIONE DI MECCANISMI AUTOMATICI A FEED-BACK

Esistono due tipi di controllo dei muscoli: uno serve per controllare l'allungamento, l'altro per controllare la tensione, e quindi la forza, sviluppata dal muscolo stesso.

Il controllo dell'allungamento muscolare è effettuato tramite i fusi neuromuscolari. I fusi neuromuscolari possono essere considerati come dei meccanismi disposti in parallelo (vedi fig. 2a) rispetto alle altre fibre muscolari appartenenti al muscolo da loro regolato; anatomicamente essi sono costituiti da due-dieci fibre muscolari modificate racchiuse in una capsula di connettivo fornite di una duplice innervazione: afferente ed efferente (vedi fig. 2b).

L'innervazione afferente è costituita da fibre $A\gamma$ sotto diretto controllo centrale; questo tipo di innervazione serve ad elevare o ad abbassare, mediante la contrazione che provoca nelle fibre muscolari modificate, la soglia di eccitabilità del sistema.

L'innervazione efferente è composta dalle fibre $A\alpha$ che si staccano dalle terminazioni a fiorami, che conducono stimoli provocati principalmente dallo stiramento costante, e dalle fibre $A\alpha$, che si staccano dalle terminazioni anulospirali del sacco nucleare e che conducono stimoli provocati sia dalle variazioni costanti di stiramento sia dalla velocità dello stimolo stesso.

All'allungamento di un muscolo corrisponde una sua pronta contrazione che tende a riportarlo alla sua lunghezza iniziale (vedi fig. 4).

Questo riflesso, noto come riflesso miotattico o d'allungamento, è mediato da un arco riflesso spinale. L'arco riflesso spinale classicamente comprende tre componenti: le fibre afferenti provenienti dai fusi neuromuscolari, una sola sinapsi, le fibre efferenti che dal midollo vanno alle fibre muscolari non fusali, cioè gli alfa-motoneuroni; per cui i due tipi di fibre nervose provengono e, rispettivamente, vanno al medesimo organo, il muscolo, anche se ne interessano formazioni diverse.

Questo arco riflesso monosinaptico può quindi essere interpretato come un sistema a feed-back: nella fig. 3 a ciascun componente l'arco riflesso è stato assegnato un blocco comparabile con quelli del diagramma presentato in fig. 1.

Come si può notare, però, la fig. 3 non è completamente sovrapponibile alla fig. 1; vi compaiono infatti: 1) i blocchi di ritardo, efferente ed afferente, dovuti alle particolarità fisiologiche della trasmissione del segnale (particolarità che per brevità non illustreremo) e 2) il segno negativo (—) che compare nell'ingresso feed-back dell'error detector

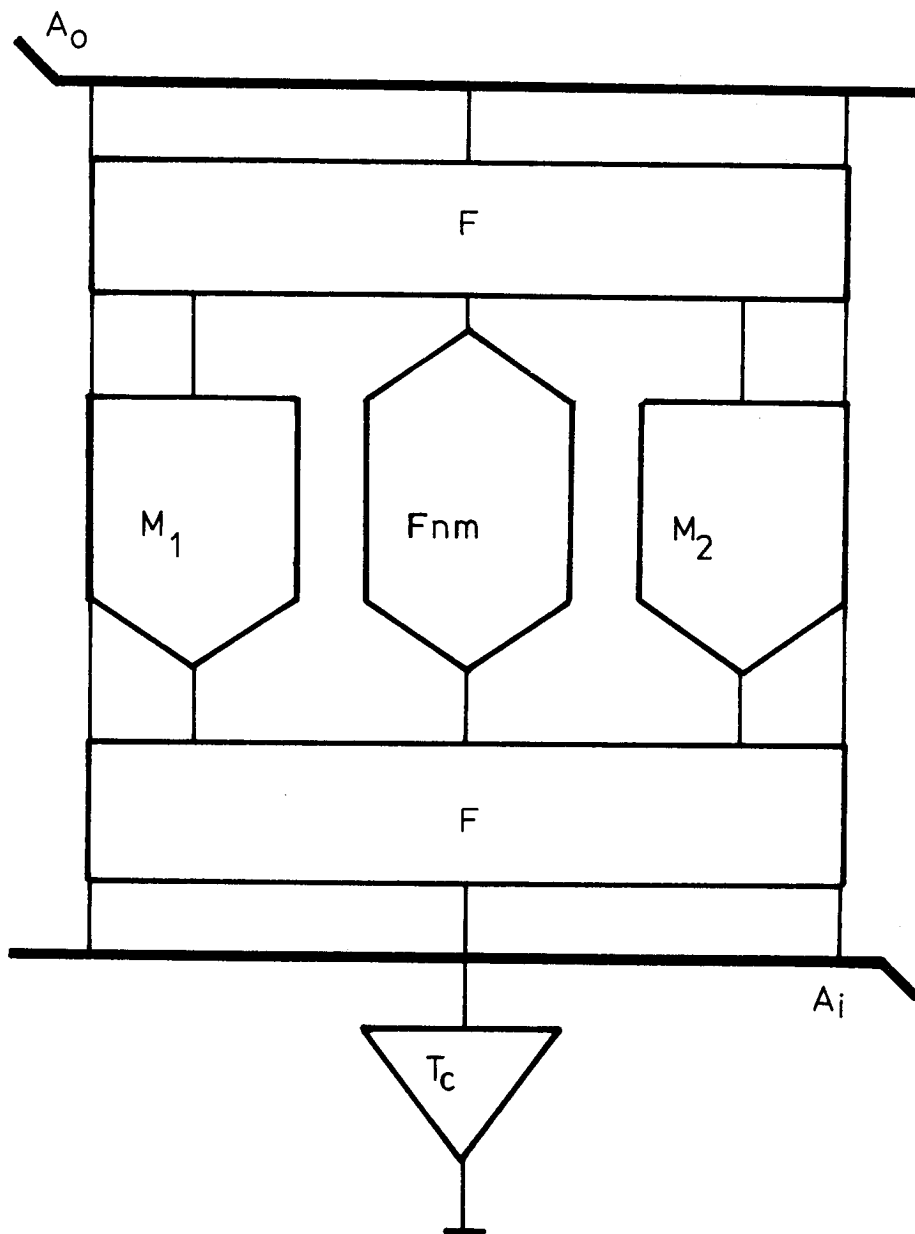


Fig. 2a - A_0 - aponeurosi d'origine; F - fascicoli tendinei; M_1 , M_2 - fibre muscolari disposte in // rispetto al recettore; F_{nm} - recettore fusale; A_i - aponeurosi d'inserzione; T_c - tendine comune.

è qui mutato in segno positivo (+). Il cambio di segno è dovuto al fatto che, sebbene gli impulsi feed-back che ritornano al motoneurone siano eccitatori (e quindi +) la loro azione effettiva nell'intero circuito

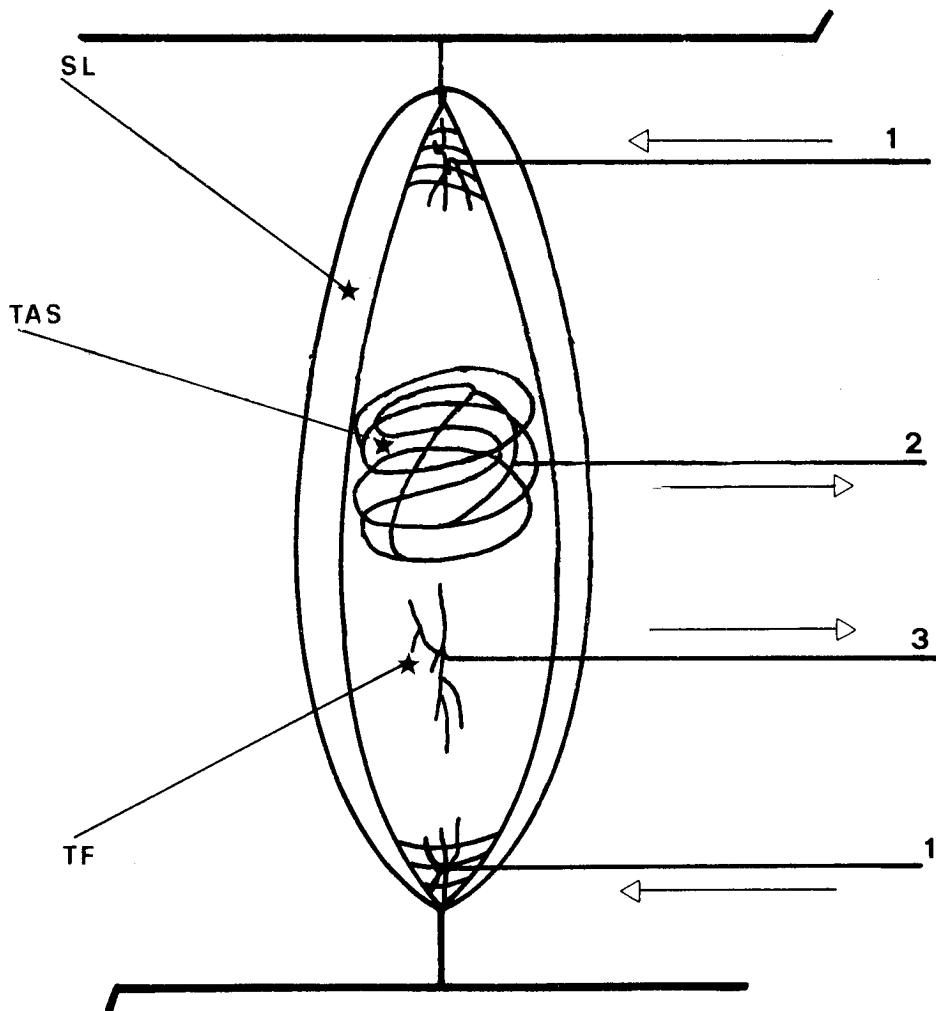


Fig. 2b - 1) fibre afferenti A-gamma; regolano la soglia di eccitazione del fuso; 2) fibre efferenti A-alfa; rispondono alle variazioni di velocità dello stiramento; 3) fibre efferenti A-delta; rispondono alle variazioni di stiramento; SL - spazio linfatico; TAS - terminazioni anulospirali; TF - terminazioni a fiorami.

è in realtà inibitoria (comparsa del segno negativo al di sotto della freccia che indica l'input muscolare al sistema controllato). Infatti un incremento della forza muscolare causa un accorciamento del muscolo e perciò una diminuzione dell'intensità del segnale feed-back proveniente dal sistema fusale (la scarica tonica rimane però sempre positiva). Si forma così un impulso feed-back « negativo » per ogni circuito a feed-back di questo tipo. Il posizionamento del segno (—) non riveste particolare importanza, ciò che è veramente essenziale è che ogni incremento del segnale corretto può eventualmente condurre anche ad

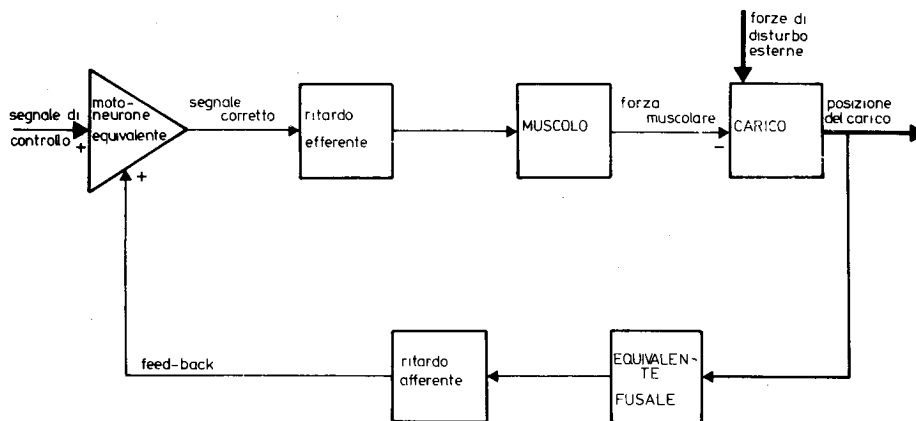


Fig. 3 - Schema a blocchi del sistema di controllo della lunghezza muscolare vista come output di un sistema a feed-back. Spiegazione nel testo.

una diminuzione del segnale corretto stesso per il tramite di un circuito a feed-back.

Vi è da dire inoltre che questo sistema di controllo fusale della lunghezza non è perfetto: non consente infatti un compenso immediato e totale delle forze di disturbo ad esso applicate a causa dello sfasamento temporale dei suoi componenti; in altre parole il muscolo, una volta stimolato non ritorna mai perfettamente alla sua lunghezza iniziale. Per la natura stessa dei collegamenti un piccolo errore costante (steady-state error) non è eliminabile dal controllo della lunghezza; questo errore è dovuto ad un progressivo aumento dell'output del sistema fusale che, a sua volta, produce quel tanto di forza addizionale che è necessaria per contrastare la forza di disturbo.

Lo steady-state error sarà tanto maggiore quanto più « grandi » sono le forze di disturbo applicate al sistema poiché, in tal caso, è richiesto un maggior allungamento muscolare per elicitarne una forza muscolare adeguata alla crescente forza di disturbo. L'azione del circuito a feed-back è quindi un'azione oscillante, la cui oscillazione sarà direttamente proporzionale alla rigidità del sistema a cui è applicato.

Il muscolo in questo caso si comporta esattamente come una molla debole che si allunga gradualmente man mano che aumenta il carico a cui è sottoposta. In questa schematizzazione il muscolo funziona come un « sistema di controllo della lunghezza » che, automaticamente e nella maniera più rapida possibile, compensa le variazioni apportate da fenomeni esterni di disturbo.

CONCLUSIONI

L'insieme di nozioni che abbiamo fin qui presentato serve da premessa all'interpretazione del funzionamento dei circuiti a feed-back applicati al controllo delle variazioni di lunghezza e tensione del muscolo

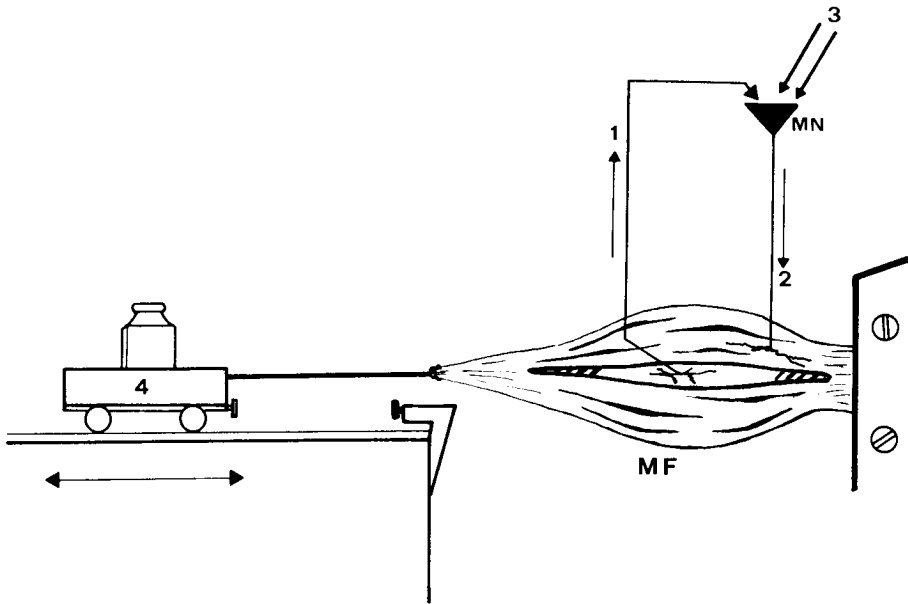


Fig. 4 (controllo delle variazioni di lunghezza) - 1) fibra efferente; 2) fibra afferente (Ia); 3) altri input; 4) sistema mobile in dipendenza dalle variazioni di lunghezza del muscolo (carico). MN - motoneurone alfa; MF - sistema muscolofusale.

scheletrico. Nella seconda parte di questa analisi degli schemi biofisici introducibili nell'interpretazione della genesi del movimento si tratterà specificatamente del controllo della tensione e si presenterà uno schema consuntivo di questo duplice funzionamento.