

Il movimento volontario

Capitolo 38

Indice

- Il movimento volontario viene organizzato a livello della corteccia cerebrale
- La corteccia motrice primaria provvede all'esecuzione dei movimenti e li adegua alle diverse condizioni ambientali
- Ogni area premotoria codifica aspetti diversi del piano motorio
- I movimenti di raggiungimento e di precisione sono mediati da circuiti parieto-premotori diversi

Il movimento volontario vs riflessi

- Riflessi/MovVol
 - Stereotipati/plastici, seguono uno scopo
 - Stimolo-risposta/molte risposte possibili
 - Geneticamente definiti/apprendimento
 - Risposte a stimoli/istruzioni interne

Arete cerebrali coinvolte

- Area motrice primaria e aree premotorie
 - Ogni area consta di popolazioni di neuroni che proiettano al tronco dell'encefalo e al midollo spinale
 - Queste aree comunicano fra loro e comunicano con le aree sensoriali e associative
 - Insieme controllano i movimenti dai più semplici ai più complessi

Il movimento volontario viene organizzato a livello della corteccia cerebrale

- La corteccia motrice primaria controlla le caratteristiche elementari del movimento
- Attraverso l'uso della stimolazione elettrica sono state definite nei primati e sull'uomo le Mappe Motorie
 - La corteccia motrice primaria è stata quindi definita sia da un punto di vista anatomico che funzionale
 - (definita registrando movimenti con la minima intensità di stimolazione).

Caratteristiche delle mappe

- Le mappe sono somatotopiche (Fig 38.1)
 - Hanno una disposizione tale per cui gruppi di neuroni localizzati controllano i muscoli delle dita altri del tronco altri gli arti inferiori.
 - Le dita la mano e la faccia hanno rappresentazioni corticali sproporzionatamente estese rispetto alle altre parti del corpo (precisione e controllo fine)
 - Lesioni dell'area di rappresentazione del braccio provocano degenerazione delle fibre mieliniche che vanno al midollo cervicale, quelle delle gambe al midollo lombare

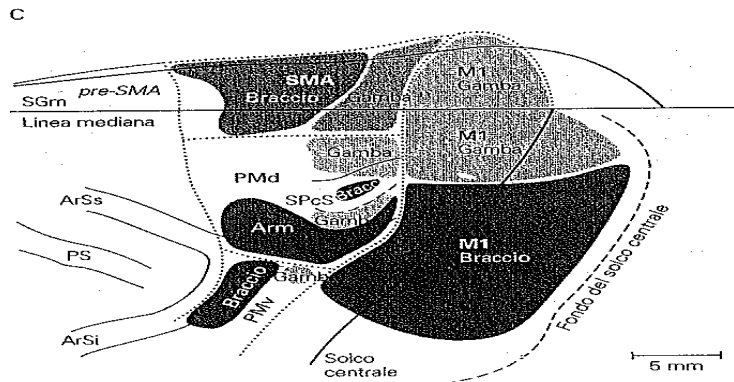
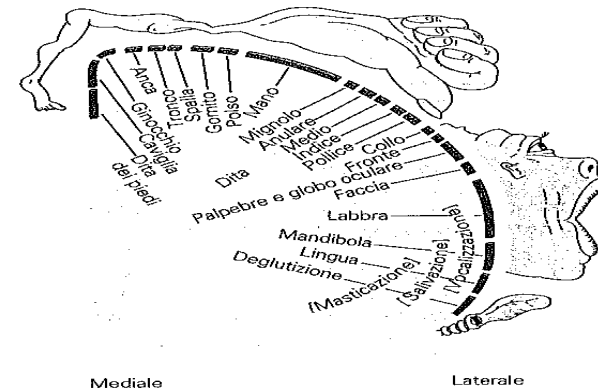
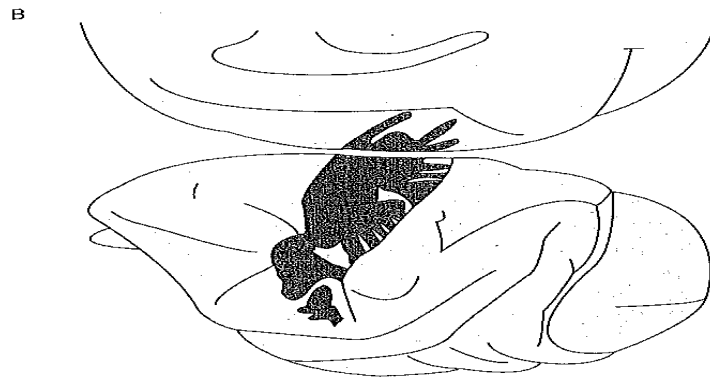
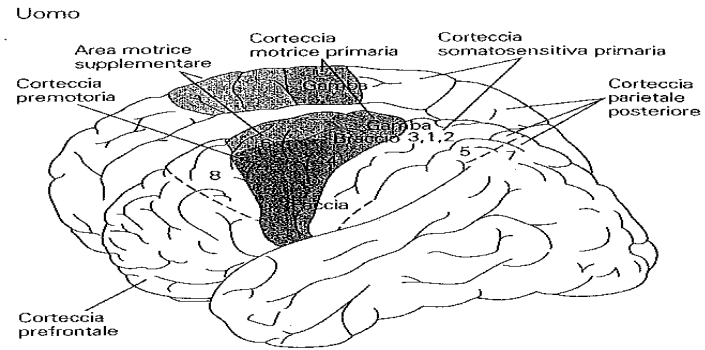
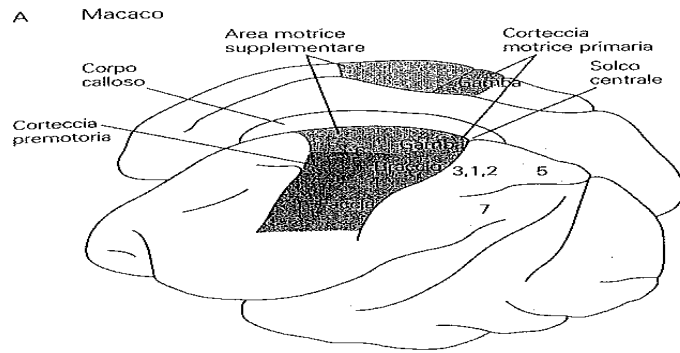


Figura 38.1 Le aree motorie corticali sono organizzate in maniera somatotopica.

A. Aree citoarchitettoniche di Brodmann della Scimmia e dell'Uomo.

B. Confronto fra l'organizzazione somatotopica della corteccia motrice primaria della Scimmia e quella dell'Uomo. La sequenza della rappresentazione delle diverse parti del corpo è simile. L'area che controlla la caviglia è disposta medialmente, mentre le aree che controllano la faccia, la bocca ed i muscoli masticatori sono disposte lateralmente. Nell'Uomo le rappresentazioni della faccia e delle dita sono più estese per il maggior grado di controllo corticale di queste regioni. (A sinistra: da Woolsey, 1958; a destra: modificata, da Penfield e Rasmussen, 1950.)

C. Organizzazione somatotopica delle aree motorie mediali e laterali della Scimmia per quanto concerne le rappresentazioni del braccio e della gamba. (ArSi = solco arcuato, braccio inferiore; ArSs = solco arcuato, braccio superiore; CS = solco centrale; M1 = corteccia motrice primaria; PMd = area premotoria dorsale; PMv = area premotoria ventrale; PS = solco precentrale; SGm = giro frontale superiore, parete mediale; SMA = area motrice supplementare; pre-SMA = area motrice pre-supplementare; SPcS = solco precentrale superiore.) (Da Dum e Strick, 1996.)

- Come possiamo definirle oggi queste mappe?

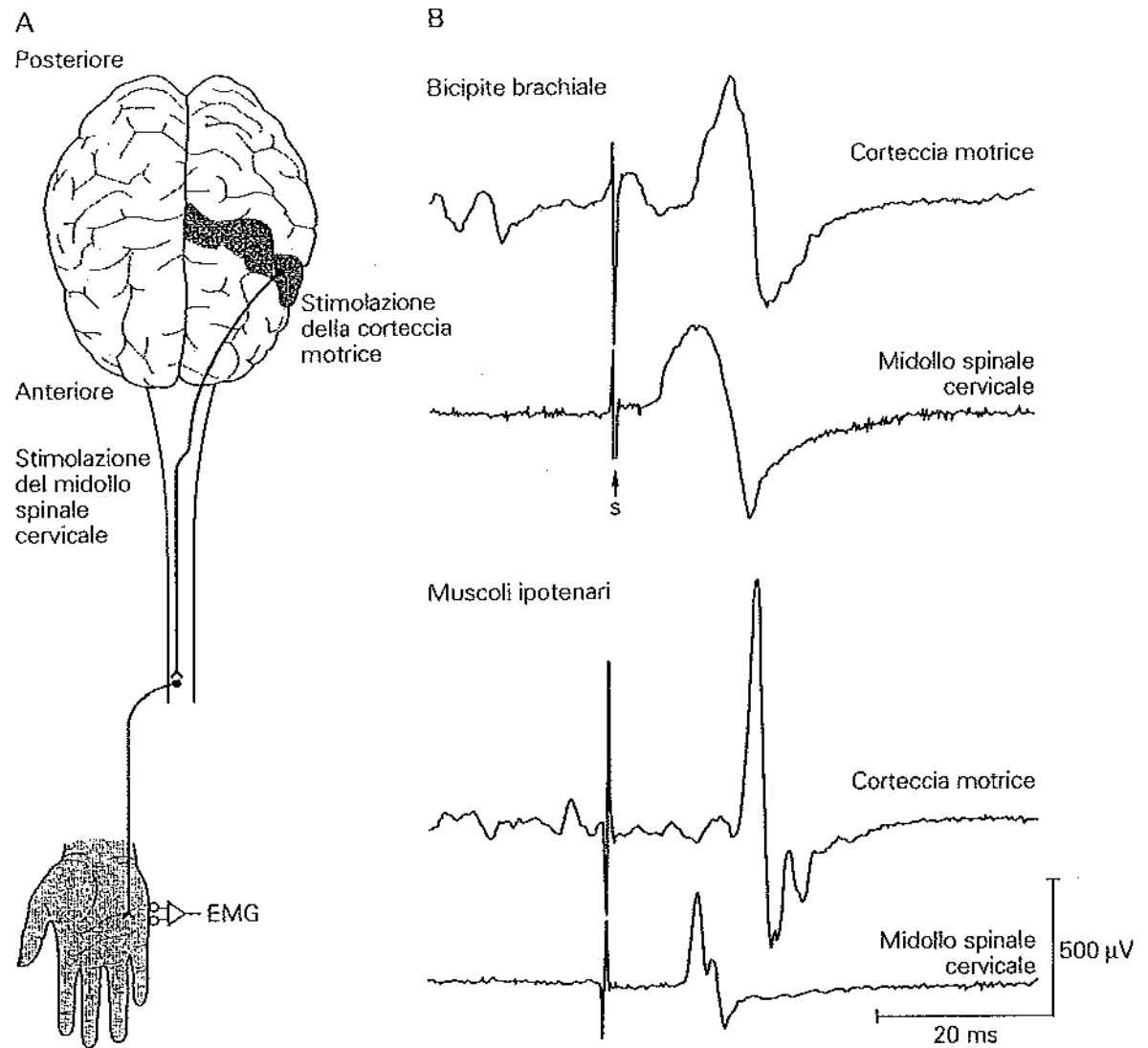
La magnetica transcranica

- Tecnica che permette di stimolare le aree corticali motorie nella persona sveglia mediante l'induzione di campi elettrici
- Le risposte che si ottengono a livello muscolare vengono registrate per mezzo di elettrodi di superficie
- Il segnale è detto potenziale d'azione (Fig 38.2)
 - Sono di grande ampiezza
 - Compaiono dopo una breve latenza

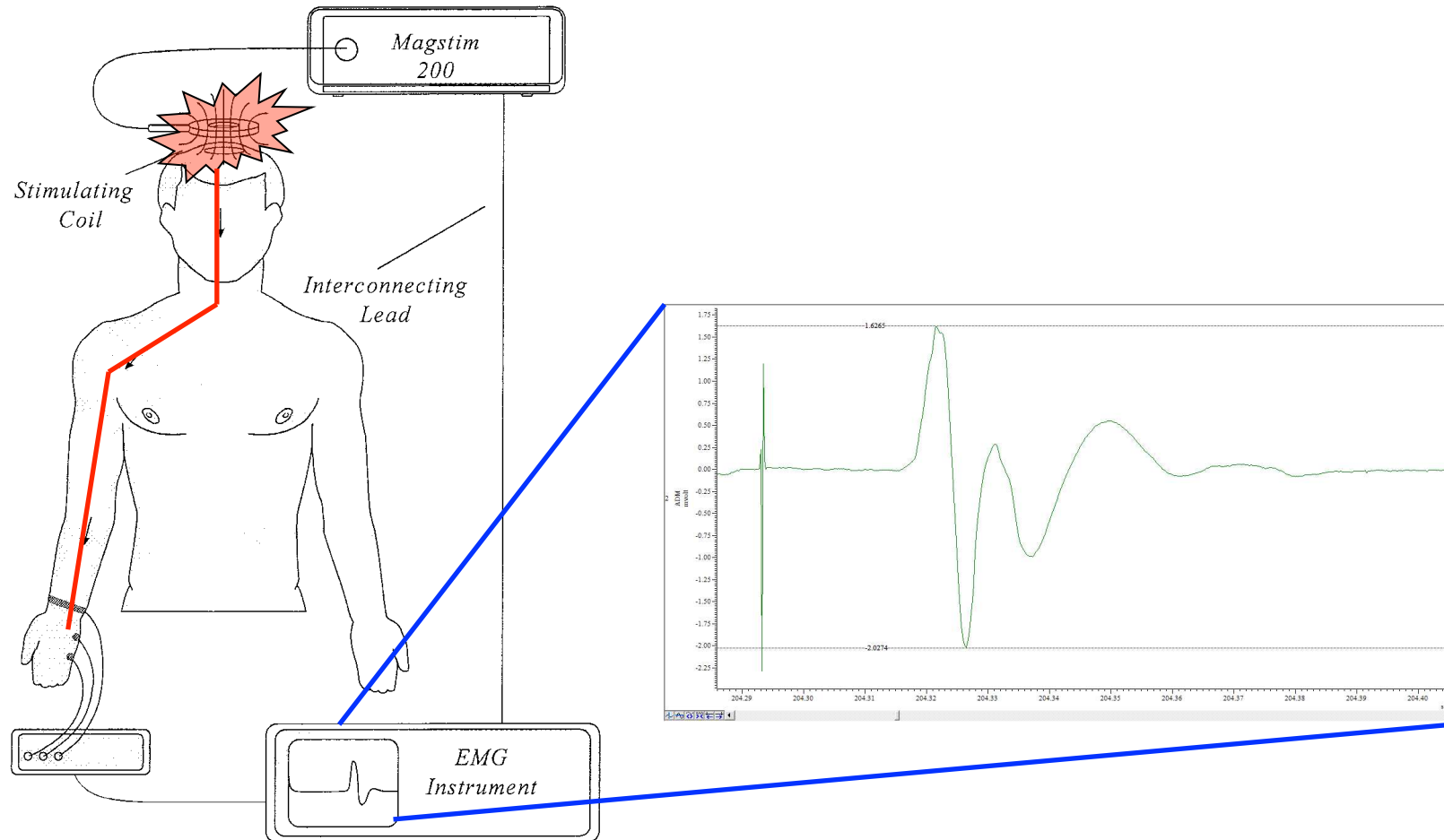
Figura 38.2 È possibile stimolare direttamente la corteccia motrice nell'Uomo sveglio.

A. La stimolazione magnetica della corteccia motrice e del midollo spinale cervicale provoca contrazione muscolare senza indurre alcun dolore. La stimolazione della corteccia motrice attiva le fibre corticospinali e genera risposte elettromiografiche (EMG) di breve latenza a livello dei muscoli contralaterali.

B. I tracciati documentano l'attivazione di muscoli del braccio e della mano (bicipite brachiale e muscolo ipotenare) per stimolazione della corteccia e del midollo spinale cervicale. Il picco di attività compare prima per stimolazione del midollo spinale cervicale perché gli impulsi trasmessi dalle fibre corticospinali debbono percorrere una distanza maggiore. Il punto marcato con la lettera s indica l'artefatto dello stimolo, generato dall'applicazione dell'impulso del campo magnetico. (Da Rothwell, 1994.)



La stimolazione magnetica transcranica



A che cosa serve la SMT?

- Per ricostruire la mappa della rappresentazione del corpo a livello della corteccia motrice primaria
- Per perturbare le operazioni eseguite da altre aree
- Per inibire un'area in particolare

Microelettrodi

- Un muscolo può essere attivato dalla stimolazione di siti corticali diversi
- D'altronde la maggior parte degli stimoli corticali attivano più muscoli
- La rappresentazione muscolare a livello della corteccia è quindi ridondante (Fig 38.3)
- Questo è fondamentale per metter in azione combinazioni diverse di azioni fra muscoli a secondo del compito da eseguire

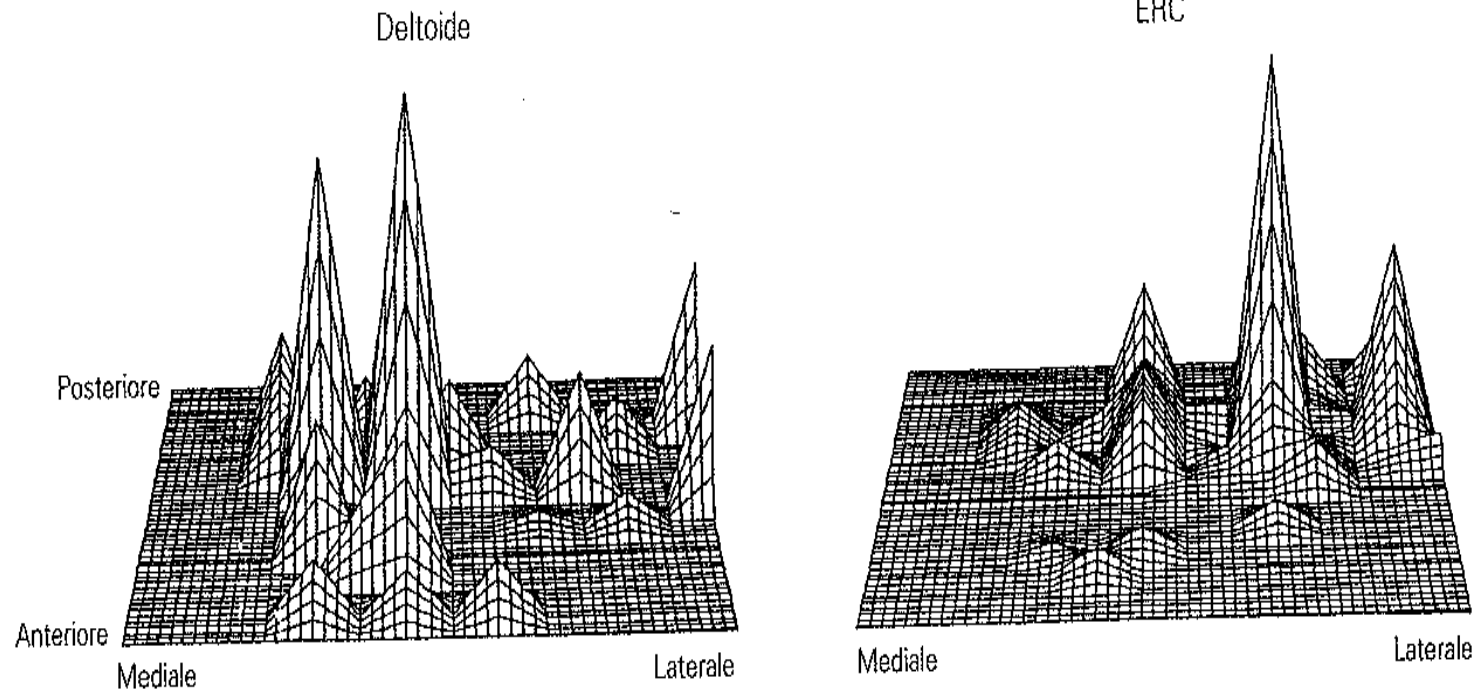


Figura 38.3 I siti corticali che controllano i singoli muscoli non sono situati in una zona circoscritta ma occupano una vasta area della corteccia motrice. Si è fatto uso della microstimolazione intracorticale per identificare i siti della corteccia motrice primaria della Scimmia la cui stimolazione a bassa soglia evoca attività elettromiografica (cioè l'esistenza di connessioni monosinaptiche) a livello di un muscolo abducente della spalla (capo medio del muscolo deltoide) e di un muscolo estensore del polso (estensore radiale

del carpo, ERC). Le mappe dei siti analizzati dimostrano che vi è una sovrapposizione delle rappresentazioni della spalla e del polso. Le mappe sono state costruite facendo riferimento all'inverso della soglia ($1/\text{soglia}$) espressa in microampere, con i valori di picco che corrispondono approssimativamente a $1/3 \mu\text{A}$ ed i valori minimi che corrispondono approssimativamente a $1/40 \mu\text{A}$. (Da Humphrey DR, Tanji J 1991. In: DR Humphrey, HJ Freund (eds.), *Motor Control: Concepts and Issues*, pp. 413-442. New York: Wiley.)

Le aree corticali premotorie proiettano alla corteccia motrice primaria e al midollo spinale

- La tecnica di stimolazione elettrica ha mostrato il coinvolgimento nel movimento delle aree premotorie
- Si trovano anteriormente alla motrice primaria
- Presentano neuroni + piccoli
- Ma come la corteccia primaria proiettano direttamente al midollo spinale

Aree premotorie laterali e mediali

- In ciascuna area sono presenti mappe della faccia e delle estremità
- La stimolazione qui evoca movimenti complessi che interessano + articolazioni sembrano movimenti già confezionati di raggiungimento e prensione (laterale)
- Area motrice supplementare (mediale) induce la comparsa di movimenti bilaterali

Dove proiettano

- Tutte le aree premotorie proiettano:
 - Alla corteccia motoria primaria
 - Al midollo spinale

A livello spinale le aree di terminazione delle proiezioni che provengono dalle aree premotorie si sovrappongono a quelle della corteccia motrice primaria

Solo verso la mano le connessioni dell'area premotoria sono dirette e monosinaptiche, suggerendo che questi movimenti possono essere controllati indipendentemente dalla corteccia motrice primaria

Ogni area motoria corticale riceve afferenze corticali e sottocorticali specifiche

- La corteccia motoria riceve afferenze organizzate somatotopicamente da due fonti:
 - Dalla corteccia somatosensitiva primaria
 - Dai motoneuroni spinali
 - Dalla corteccia parietale posteriore
 - Integrazione di diverse modalità sensoriali

Connessioni principali aree premotorie

- Si interconnettono fra loro
- Corteccia prefrontale
 - Memoria di lavoro, localizzazione spaziale degli oggetti
- Cervelletto

L'organizzazione somatotopica della corteccia motrice è plastica

- Plasticità cerebrale evidenze da:
 - Apprendimento
 - Lesioni
- E' stata dimostrata da:
 - Indagini cliniche
 - Esperimenti su animali
 - Aree lesionate non permettono più la funzione relativa (es afferrare) ma dopo apprendimento la funzione riprende e aree diverse vengono attivate
 - Con apprendimento motorio le aree specifiche si allargano (Fig. 38.7)
 - Con elevato apprendimento si stringono (aumenta la qualità del segnale e delle interconnessioni)

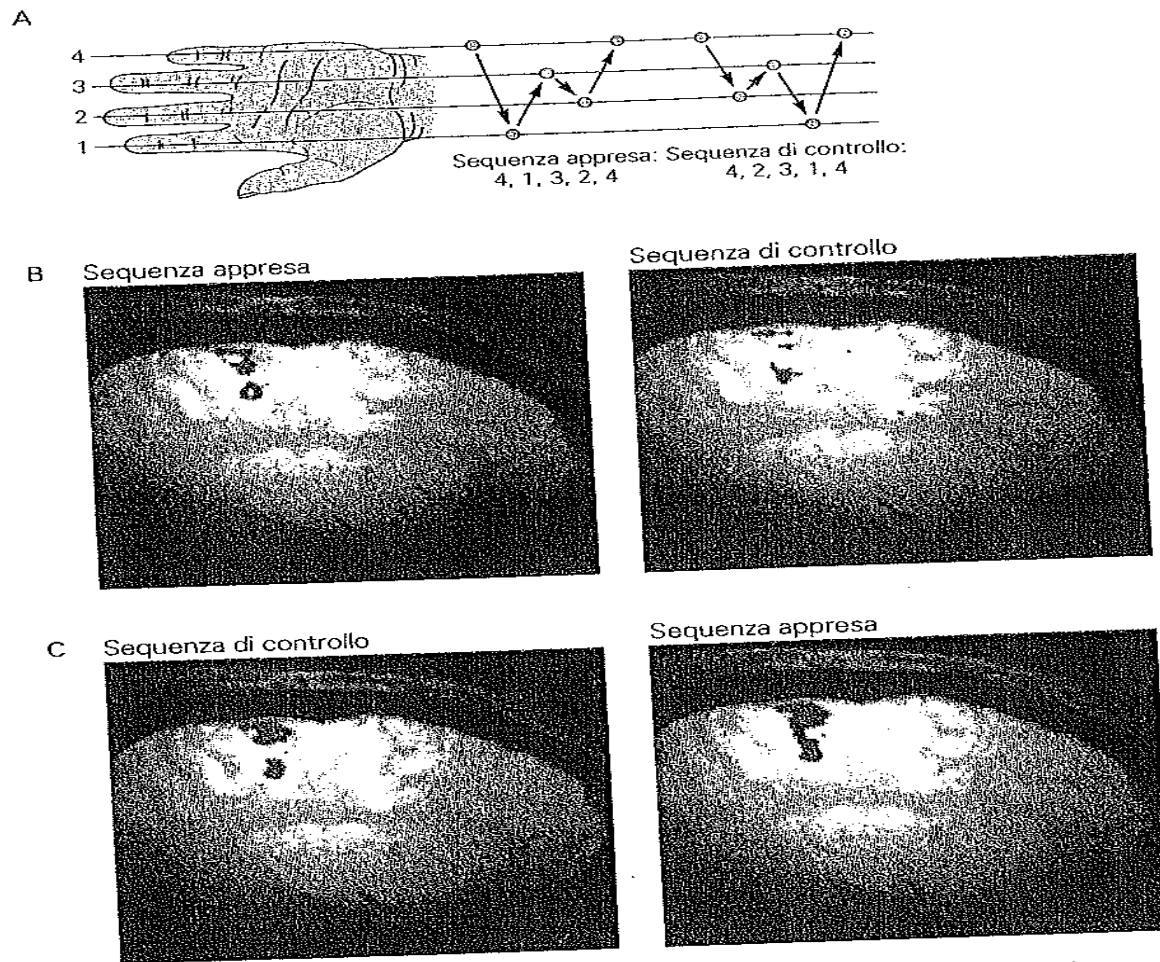


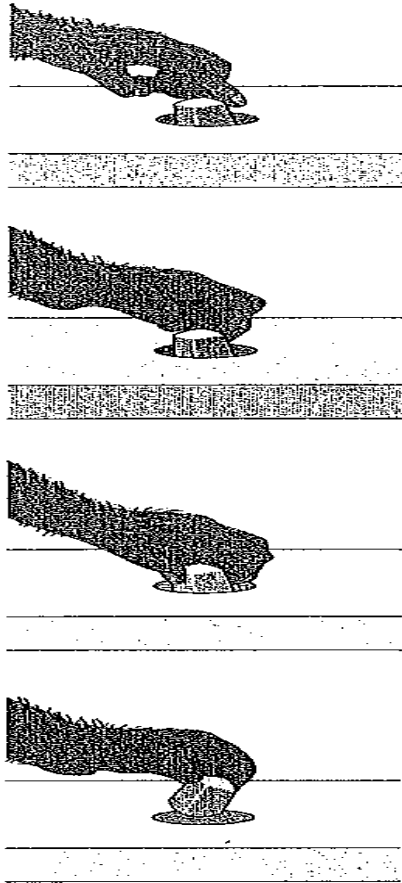
Figura 38.7 Quando un movimento viene eseguito ripetutamente, la sua rappresentazione a livello della corteccia motrice primaria si espande.

A. Ad un gruppo di soggetti veniva chiesto di eseguire due compiti motori che comportavano movimenti di opposizione delle dita, consistenti nel toccare con il pollice la punta delle altre dita secondo le sequenze specificate in figura. Le dita sono state indicate con i numeri da 1 a 4. Sia la sequenza con la quale si erano esercitati che quella che non avevano mai eseguito in precedenza venivano eseguite ad una velocità lenta prefissata di due contatti fra le dita al secondo.

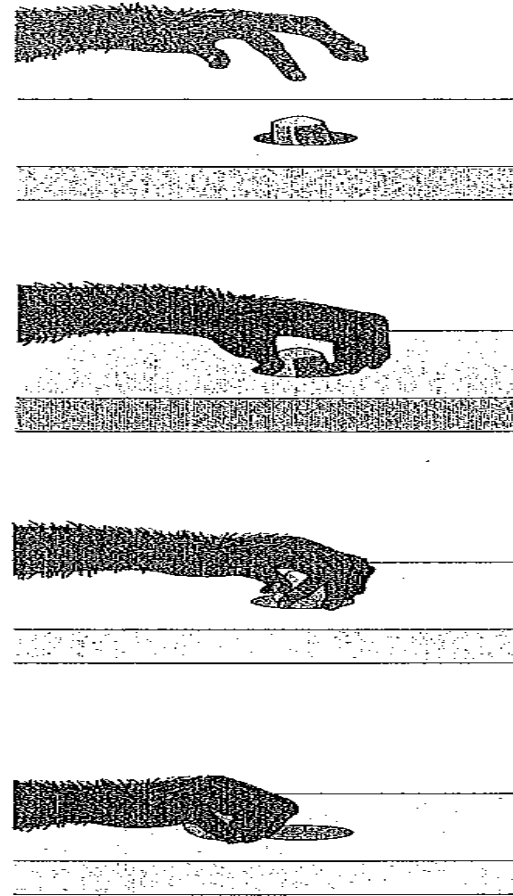
B. Scansioni ottenute mediante risonanza magnetica funzionale per immagini (RMf) dalle quali si può apprezzare l'estensione dell'area della corteccia motrice primaria attivata durante l'esecuzione di una sequenza di movimenti di opposizione delle dita che in precedenza era stata eseguita giornalmente

per tre settimane (a sinistra) e di un'altra sequenza eseguita per la prima volta (a destra). L'area di attivazione è risultata di maggiori dimensioni quando veniva eseguita la sequenza con la quale i soggetti si erano in precedenza addestrati. Gli autori dell'esperimento ritengono che l'aumento dell'estensione dell'area di attivazione metabolica sia la conseguenza del fatto che il lungo allenamento determini una rappresentazione più specifica ed estesa nella corteccia motrice primaria dei movimenti che compongono la sequenza con la quale i soggetti si erano addestrati. C. In un'altra serie di esperimenti la sequenza con cui i soggetti si erano addestrati è stata eseguita dopo una sequenza mai prima sperimentata. L'area di attivazione della corteccia motrice primaria durante l'esecuzione della sequenza appresa in precedenza rimaneva tuttavia sempre di dimensioni maggiori. Perciò, l'estensione dell'area di attivazione non è un effetto dell'ordine di esecuzione delle due sequenze. (Da Kami e collaboratori, 1995.)

A Animale intatto



B Dopo sezione delle fibre corticospinali



Le dita
rivestono
un ruolo
particolare

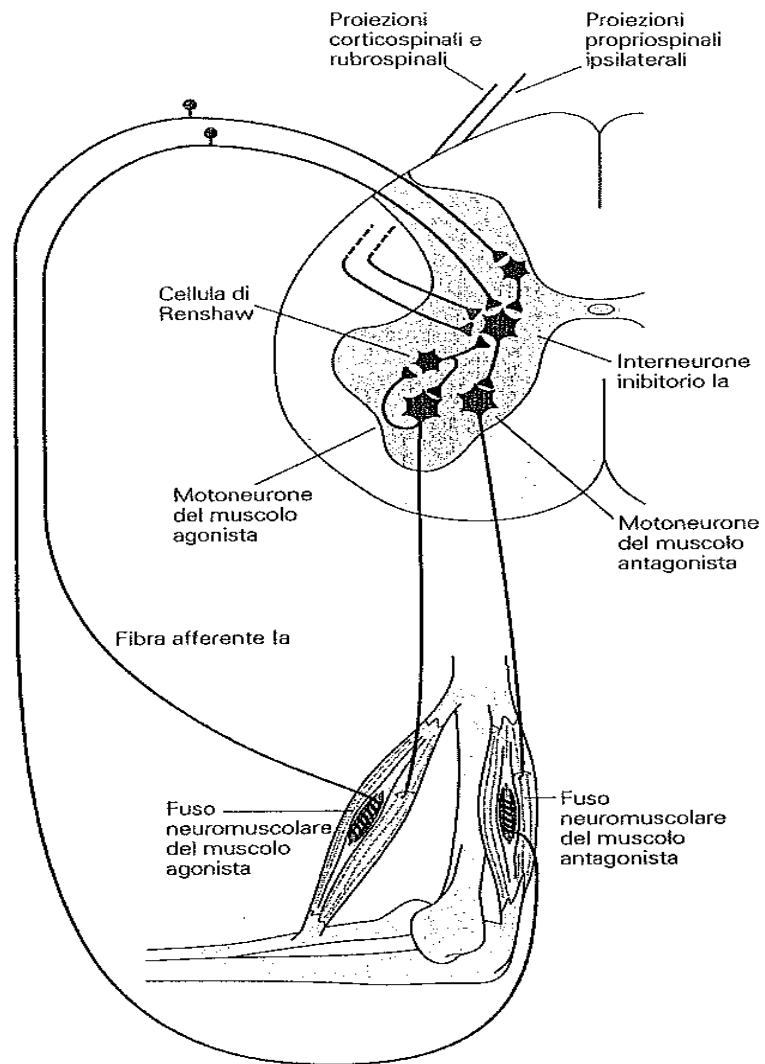
Figura 38.8 Per il controllo dei movimenti fini delle dita è necessario il controllo diretto dei neuroni corticospinali sui motoneuroni.

A. La Scimmia è in grado di prendere un pezzetto di cibo posto all'interno di un pozzetto afferrandolo con il pollice e l'indice.

B. A seguito della sezione bilaterale del tratto piramidale la scimmia riesce a prendere il cibo dal pozzetto solo afferrandolo con movimenti di tutta la mano. (Da Lawrence DG, Kuypers HGJM, 1968. *The functional organization of the motor system in the monkey, Brain* XCI.)

Le fibre del tratto corticospinale influenzano i motoneuroni spinali attraverso connessioni dirette ed indirette (Fig. 38.9)

- I neuroni corticospinali stabiliscono connessioni eccitatorie efficaci e dirette con i motoneuroni del midollo spinale
- Per permettere il movimento indipendente delle dita le connessioni corticospinali sono dirette
- La capacità di movimenti fini viene quindi persa quando viene sezionato il tratto piramidale o ablazione della parte della corteccia che rappresenta la mano



Il sistema di interneuroni riceve segnali eccitatori e inibitori dalla corteccia motrice

Figura 38.9 L'interneurone inibitorio Ia del midollo spinale invia segnali inibitori ai motoneuroni del muscolo antagonista quando vengono attivati i fusi neuromuscolari del muscolo agonista. Questo interneurone riceve segnali eccitatori ed inibitori anche dalla corteccia motrice. Attraverso queste connessioni corticospinali dirette la corteccia motrice può utilizzare i diversi circuiti riflessi come singoli componenti che utilizza per generare movimenti complessi, semplificando così il programma motorio corticale. (Basata sui dati di Lundberg, 1979.)

- Le fibre corticospinali terminano anche sugli interneuroni della spina dorsale che proiettano poi sui motoneuroni alpha
 - Queste connessioni controllano un numero di muscoli + elevato di quanto non fanno le connessioni dirette (coinvolgono + articolazioni come movimenti di raggiungimento)
- Le proiezioni corticospinali hanno anche un effetto inibitorio sui motoneuroni spinali
 - Queste inibizioni sono definite dalla relazione che gli interneuroni hanno nella inibizione reciproca nei riflessi da stiramento
 - Gli interneuroni sono in grado di rispondere a segnali distali anche durante l'esecuzione di una azione permettendo quindi di sollevare i comandi centrali dal definire i dettagli del movimento stesso

La corteccia motrice primaria provvede all'esecuzione dei movimenti e li adegua alle diverse condizioni ambientali

- L'attività dei singoli neuroni della corteccia motrice primaria è correlata con la forza muscolare (Fig. 38.10)
 - La relazione forza e frequenza di scarica è lineare (Fig. 38.12)
- E' correlata con la direzione di una azione
- L'attività neurale inizia 100 ms prima dell'inizio dell'azione

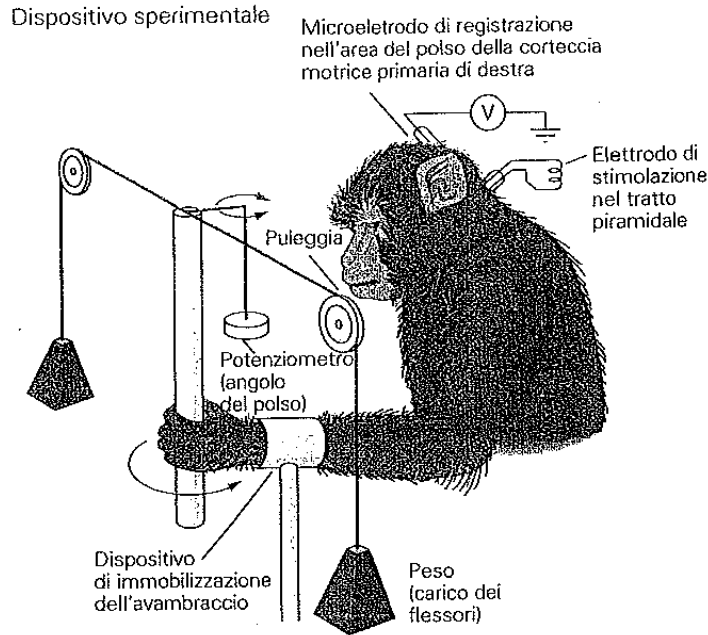
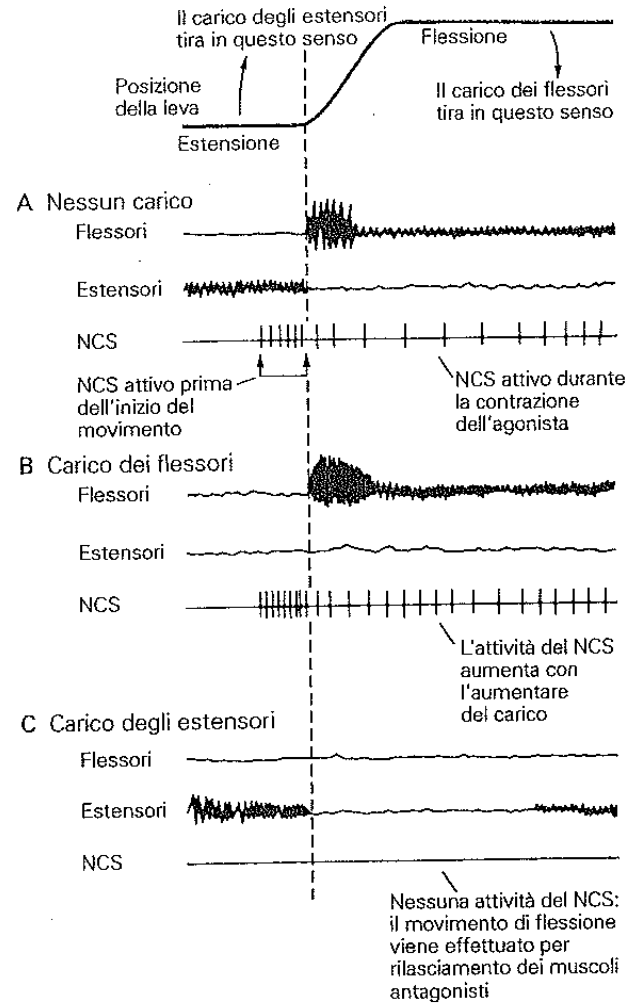


Figura 38.10 L'attività dei neuroni corticospinali è correlata con la direzione e l'intensità della forza muscolare sviluppata piuttosto che con la direzione del movimento. Le registrazioni riprodotte nella figura sono state effettuate da una scimmia mentre fletteva il polso in tre condizioni di carico. In ciascun gruppo di tracciati, il tracciato superiore si riferisce all'attività del neurone corticospinale (NCS) ed il tracciato inferiore riguarda la posizione del polso, la cui flessione è indicata da una deviazione verso l'alto. Quando non veniva applicato alcun carico (A), il neurone scaricava prima e durante il movimento di flessione. Quando veniva applicato un carico che si opponeva alla flessione, l'attività del neurone aumentava (B). Quando, infine, veniva applicato un carico che facilitava la flessione, il neurone cessava di scaricare (C). In tutte e tre le condizioni lo spostamento del polso era lo stesso, mentre cambiava l'attività del neurone quando variava il carico. Perciò, in questo esperimento l'attività del neurone corticospinale è correlata con la forza sviluppata durante il movimento piuttosto che con il movimento del polso. (Da Evarts, 1968.)

Registrazione del movimento e dell'attività neuronale



altri termini questi neuroni controllano direttamente le caratteristiche spatio-temporali dell'attivazione dei muscoli oppure codificano aspetti più globali del movimento. (Da Evarts, 1968.)

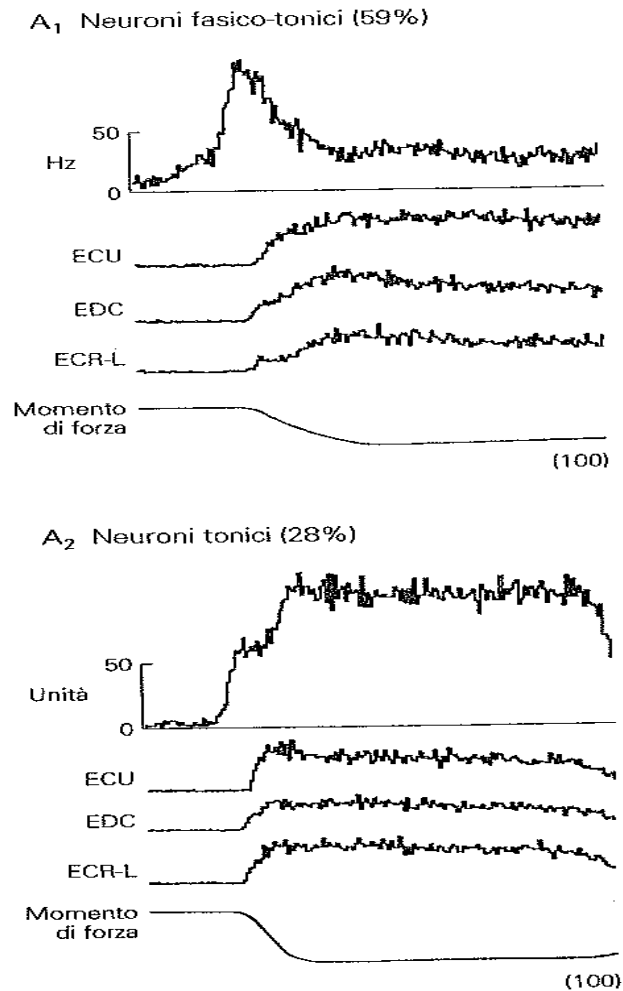
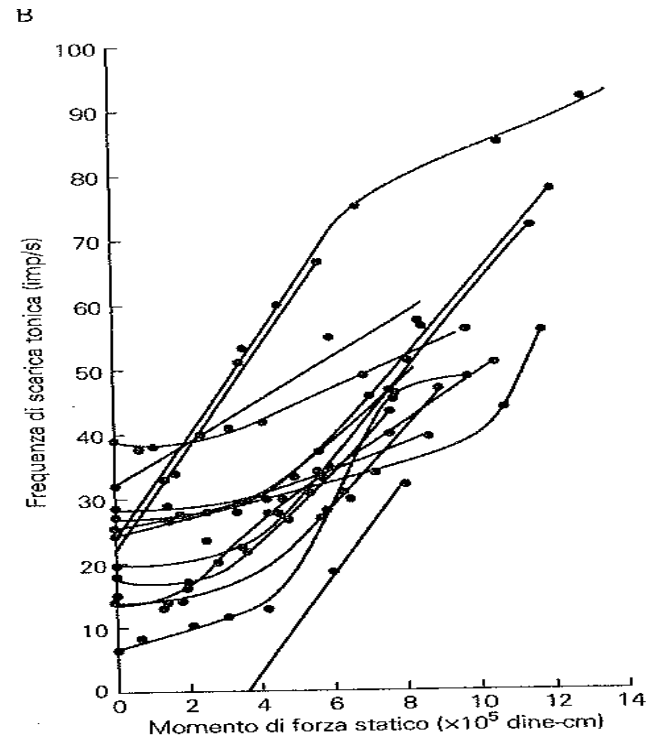


Figura 38.12 Relazione diretta fra frequenza di scarica dei neuroni motori corticali e forza muscolare. (Da Fetz e Cheney, 1980.)
 A. A livello della corteccia motrice primaria sono stati identificati prevalentemente due tipi di neuroni: neuroni fasico-tonici e tonici. A livello dell'articolazione del polso, durante lo sviluppo di momenti di forza isometrici, che comportano il raggiungimento e il mantenimento, per un certo tempo, di un momento di forza prestabilito, ciascun tipo di neurone dà una risposta caratteristica. (Risposte simili sono state osservate anche quando i momenti di forza sono accompagnati da movimenti del polso.) 1. L'attività di un neurone fasico-tonico comincia con



una raffica dinamica di impulsi, che compare durante l'aumento iniziale del momento di forza e che poi diminuisce fino a raggiungere un livello stazionario quando il momento di forza viene mantenuto costante.
 2. L'attività di un neurone tonico segue l'incremento del momento di forza e rimane a livello elevato durante la fase stazionaria del momento di forza stesso.
 B. In entrambi i tipi di neuroni l'attività aumenta con l'aumentare del momento di forza. Nel grafico è illustrata la relazione fra frequenza di scarica tonica (impulsi al secondo) e momento di forza statico durante l'estensione del polso.

I neuroni modulano l'intenzione di un movimento

- Questi neuroni si attivano in modo specifico prima che l'azione inizi
 - Modulano l'aspettativa di una azione
 - Modulano l'intenzione di una azione
 - Modulano la preprogrammazione dell'azione

La direzione del movimento e la forza da produrre viene codificata da popolazioni di neuroni corticali (Fig. 38.13)

- Georgopoulos e il vettore di popolazione
- Gruppi di neuroni scaricano prima dell'inizio del movimento con un vettore risultante che è direzionato verso l'obiettivo che si vorrà raggiungere
- Il vettore aumenta se il carico che si dovrà spostare (braccio + un peso) aumenta

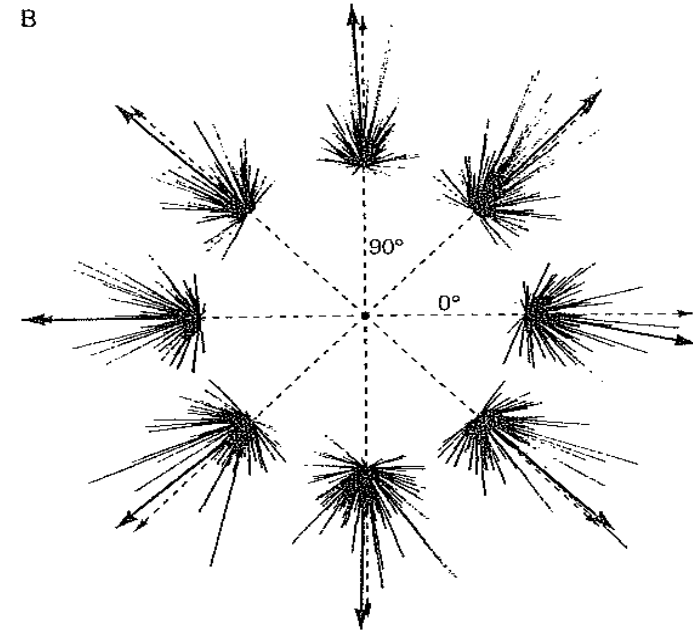
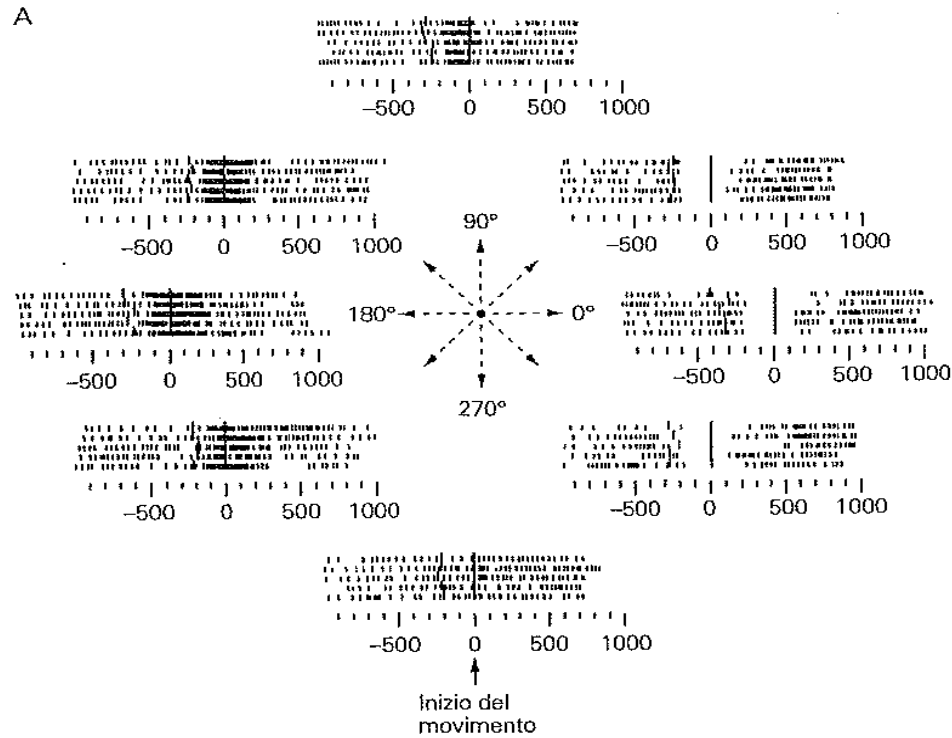


Figura 38.13 La direzione del movimento viene codificata dall'attività di popolazioni di neuroni della corteccia motrice. (Da Georgopoulos e collaboratori, 1982.)

A. I neuroni della corteccia motrice presentano una sensibilità alla direzione del movimento piuttosto ampia, ma i singoli neuroni scaricano preferenzialmente in relazione a movimenti in particolari direzioni. I diagrammi (*raster plot*, nei quali ogni potenziale d'azione del neurone viene rappresentato con un trattino) dell'attività di un neurone corticale nel corso di movimenti eseguiti in otto diverse direzioni mostrano che questo neurone scarica a frequenze relativamente elevate durante i movimenti eseguiti in direzioni comprese tra 90° e 225° . Altri neuroni presentano selettività direzionali di movimento diverse. Queste registrazioni sono state effettuate in una scimmia addestrata a raggiungere, con una sbarra, otto posizioni

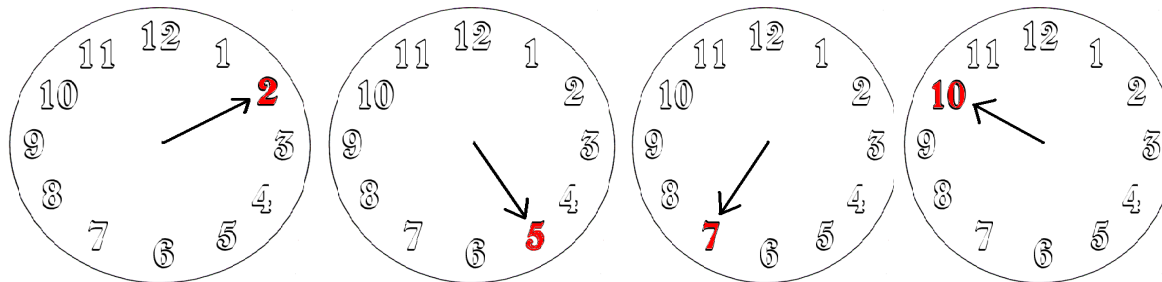
diverse disposte nel medesimo piano, radialmente alla posizione di partenza, situata al centro. Ogni fila di trattini del *raster plot* rappresenta l'attività del neurone durante il movimento. Le file di trattini sono state allineate rispetto al tempo zero (inizio del movimento).

B. I neuroni corticali che hanno selettività direzionali diverse sono tutti attivi nel corso dell'esecuzione di un movimento in una particolare direzione. Dall'analisi dell'attività di tutti i neuroni studiati si può determinare un vettore di popolazione che corrisponde con buona approssimazione alla direzione del movimento. Gli otto gruppi di linee riportate nella figura rappresentano l'attività della medesima popolazione di neuroni nel corso dell'esecuzione di movimenti di raggiungimento in otto direzioni diverse. Le frecce continue rappresentano i vettori di popolazione e le frecce tratteggiate le direzioni dei movimenti del braccio.

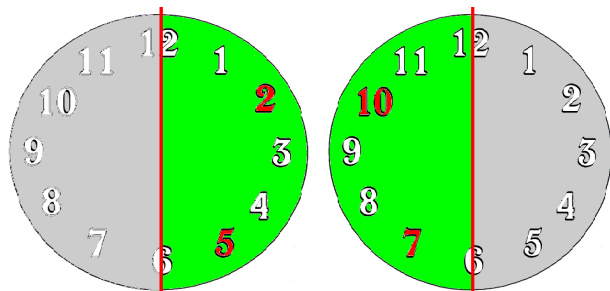
Per determinare se durante l'immaginazione di una azione o durante l'esecuzione di una azione vengono modulate le ampiezze del movimento e le direzioni

Immagina di ruotare la lancetta dell'orologio...

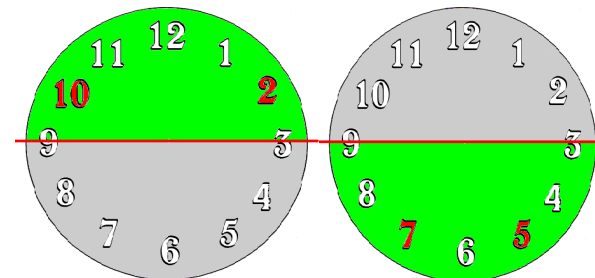
Ruota la lancetta dell'orologio



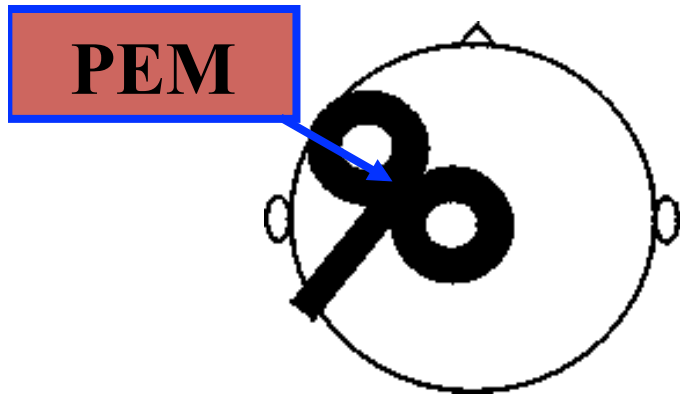
Direction



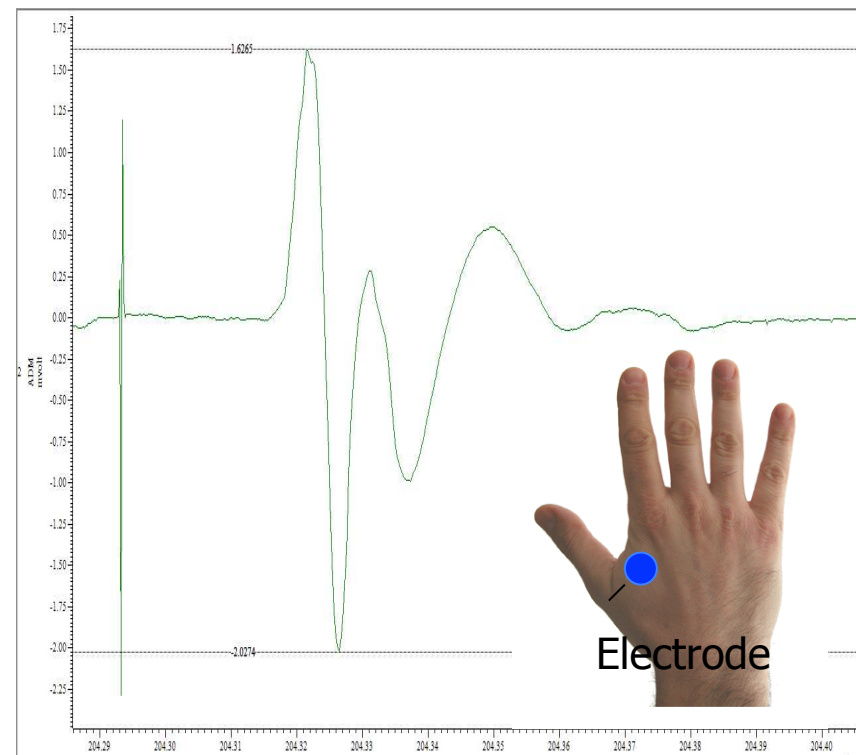
Amplitude



Magnetica transcranica sulla corteccia motoria primaria

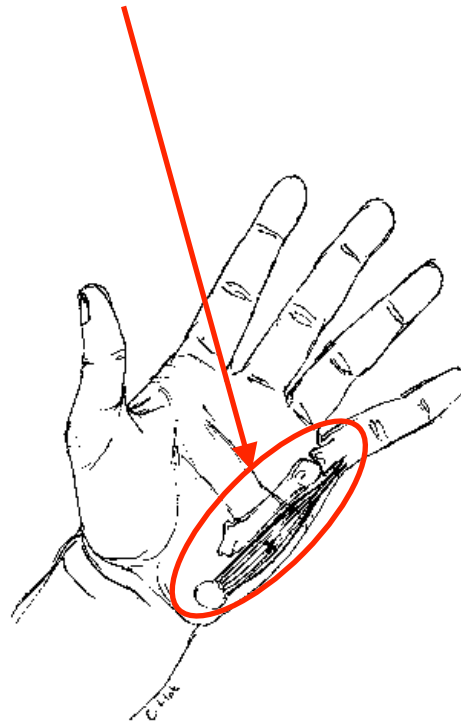


Potenziali Evocati Motori Ampiezza
= Indice dell'attività del sistema
motorio

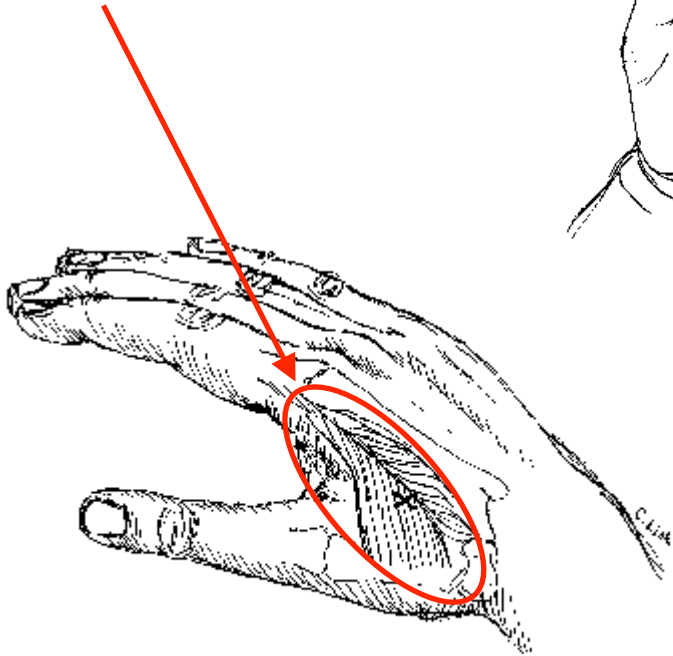


Muscoli

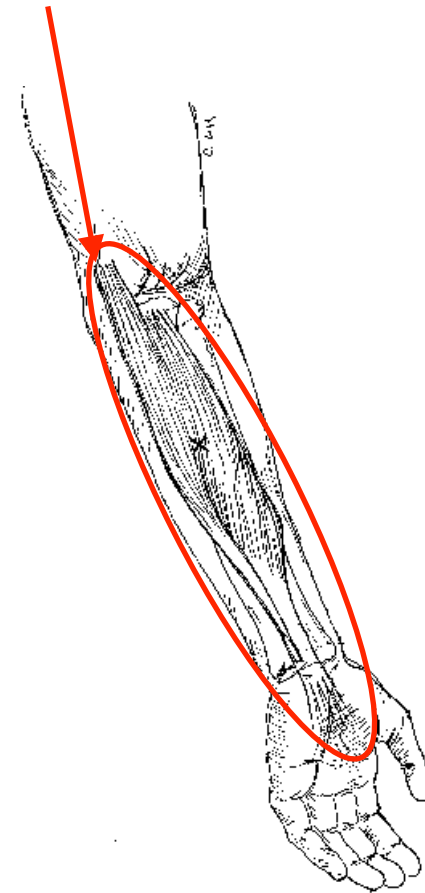
ADM Abduuttore
Dito Mignolo



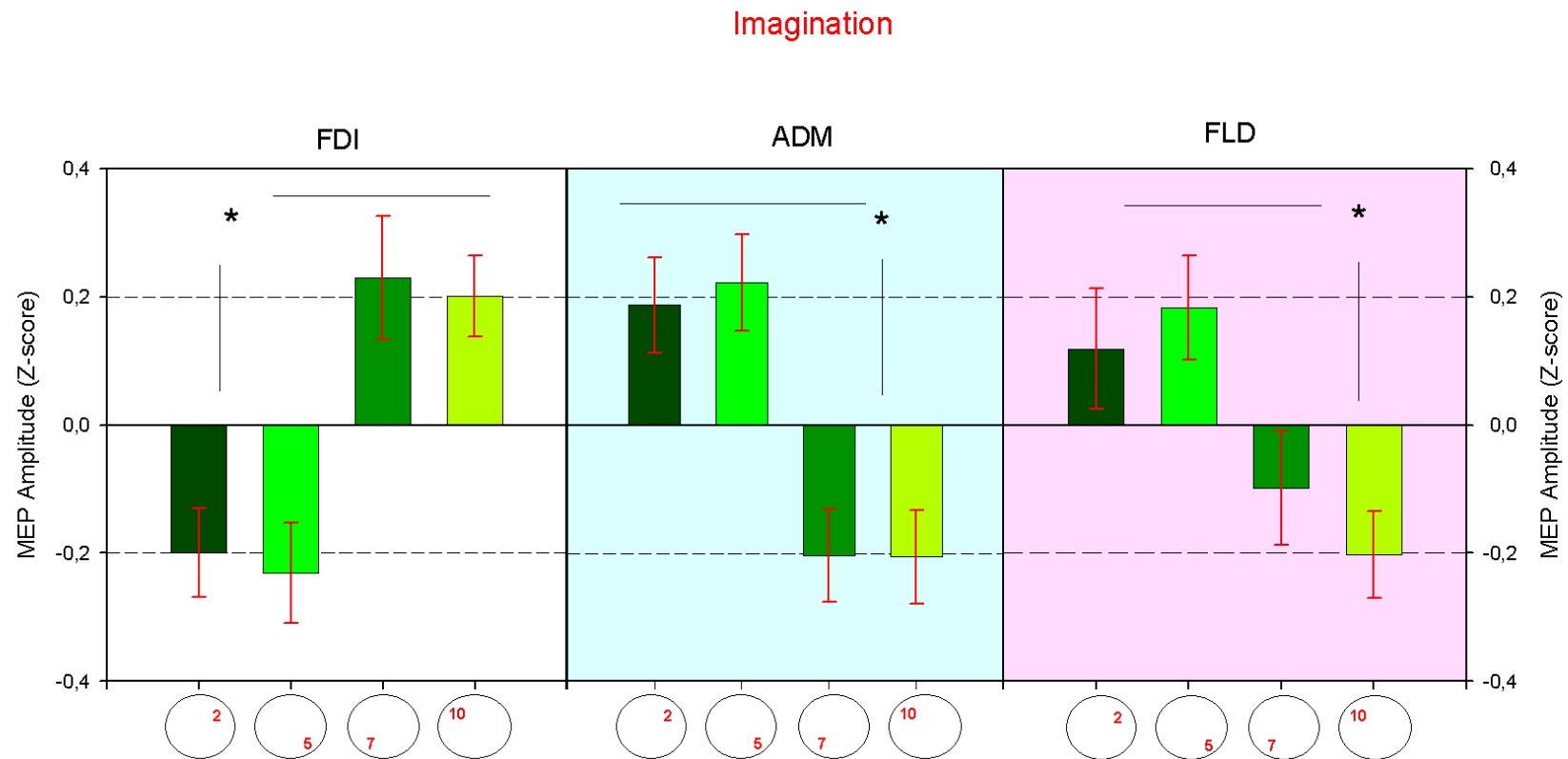
FDI: Primo
Dorsale
Interosseo



FLD Flessore Lungo Dita

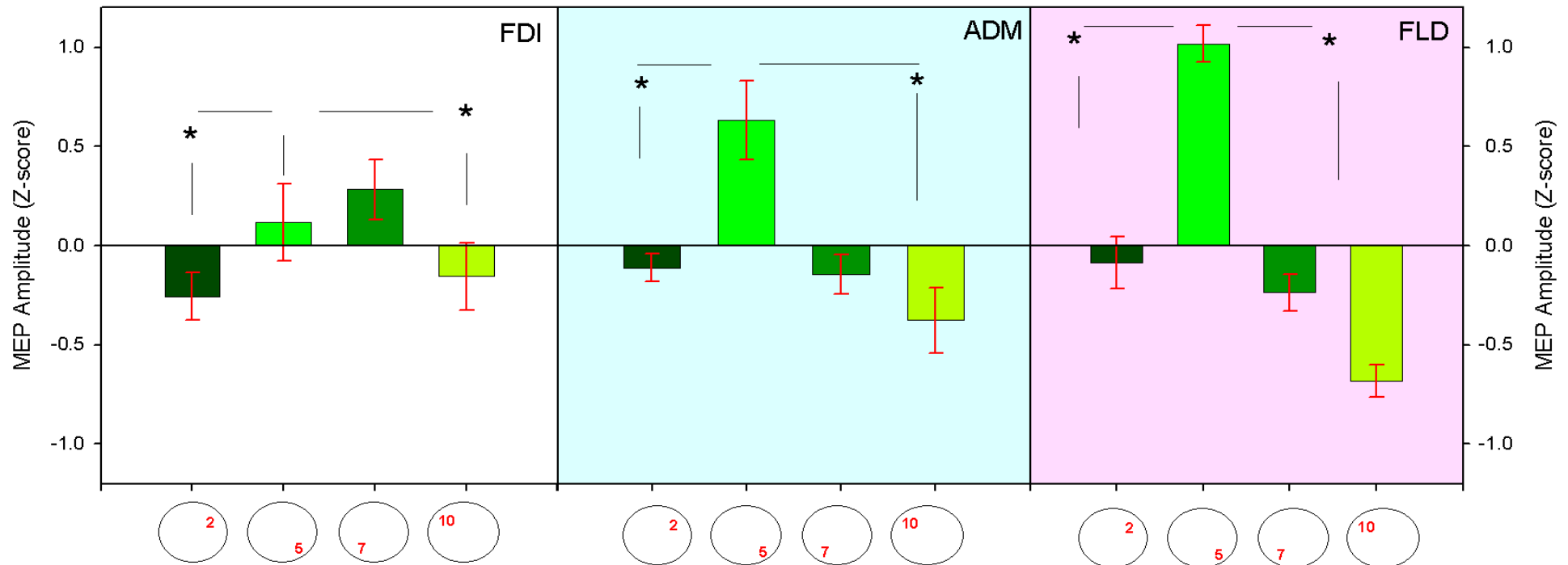


Durante l'immaginazione la direzione è modulata



Durante il movimento l'ampiezza è modulata

Movement



In particolari condizioni i neuroni della corteccia motrice primaria possono venire attivati direttamente dalla stimolazione periferica

- I neuroni motori corticali ricevono segnali sensitivi assai efficaci dall'arto i cui muscoli sono sotto il suo controllo
 - E' in virtù di questa diretta connessione transcorticale che movimenti di aggiustamento possono essere effettuati in modo molto veloce (latenze inferiori ad un tempo di reazione semplice)
 - I riflessi spinali non godono di tale flessibilità

I singoli movimenti delle dita vengono controllati dall'attività di popolazioni di neuroni corticali

- La rappresentazione cerebrale di ciascun dito è estesa all'interno dell'area totale di rappresentazione della mano
- A livello meccanico e tendineo-muscolare le dita non sono del tutto indipendenti
 - Infatti:
- Ogni cellula cortico-motoneurale influenza l'attività di un piccolo numero di muscoli bersaglio
- Il tipo di attivazione e le cellule attive coinvolte dipende dal tipo di compito motorio

Esperimenti (Fig. 38.16)

- Azioni di presa di precisione e potenza
 - Cellule cortico-motrici diverse nelle due prese anche se funzionalmente i muscoli coinvolti sono gli stessi
 - Maggior attività nella presa di precisione anche se la forza espressa è minore
 - Questo perchè la presa di precisione richiede una azione indipendente delle dita
 - L'azione di potenza non richiede una elevata sinergia muscolare e quindi può essere controllata da altri sistemi cerebrali e spinali

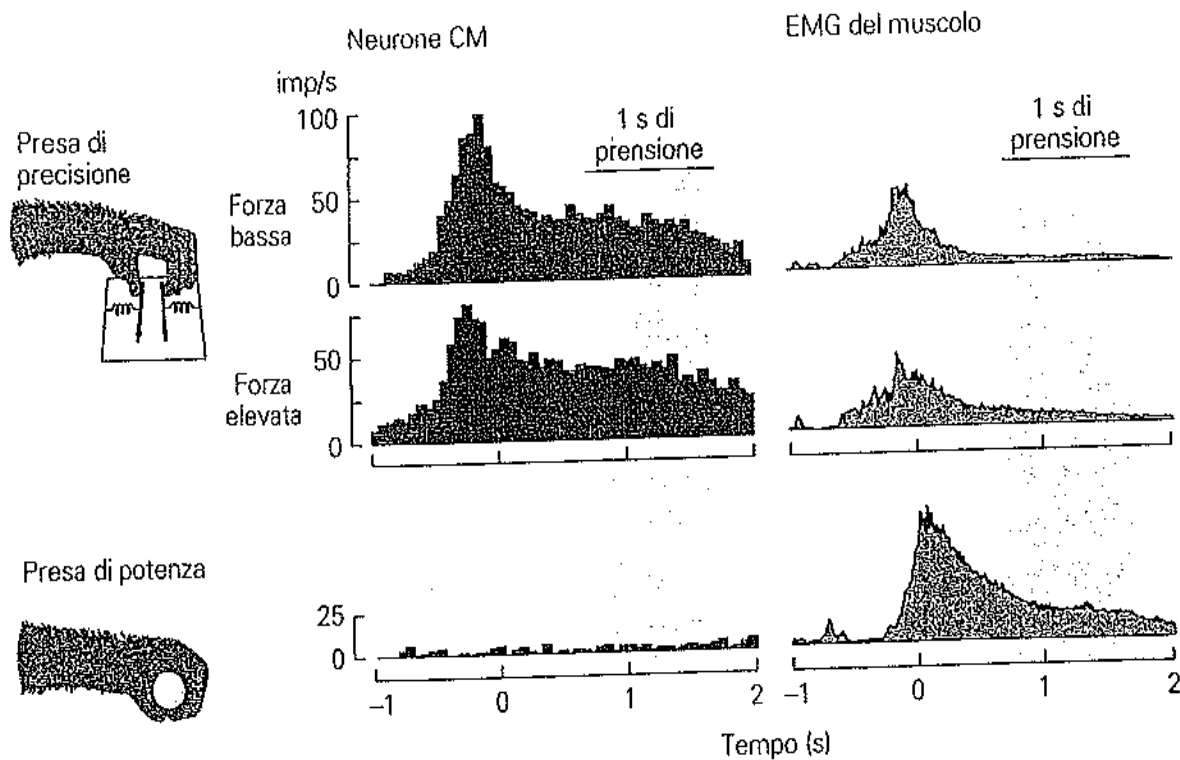


Figura 38.16 L'attività di una cellula cortico-motoneuronale (CM) dipende dal compito motorio. L'attività di una cellula CM e quella del suo muscolo bersaglio non sono fra di loro correlate direttamente. Gli istogrammi cumulativi mostrano l'attività di un neurone durante l'esecuzione di una presa di precisione e di una presa di potenza. Durante la presa di precisione l'attività del neurone rimane sempre la stessa indipendentemente dal fatto che la forza che viene sviluppata sia bassa o elevata ed il livello dell'attività elettromiografica (EMG) del muscolo bersaglio è simile per entrambe le forze.

Durante la presa di potenza il neurone non presenta quasi alcuna attività nonostante l'attività EMG del muscolo sia aumentata. Perciò, anche se un motoneurone è connesso monosinapticamente con una cellula CM, la sua attività non si modifica coerentemente con le variazioni dell'attività della cellula CM, in quanto la molteplicità delle connessioni che il motoneurone riceve fa sì che la sua attività sia flessibile, adattandosi al compito motorio che dev'essere eseguito. (imp/s = impulsi al secondo.) (Maier e collaboratori, 1993.)

La modulazione della forza di precisione

- Alcuni neuroni motori corticali diminuiscono la loro attivazione all'aumentare della richiesta di forza
 - Un modo per modulare la forza per l'esecuzione di movimenti fini quali appoggiare con cautela un oggetto fragile su di un tavolo
- La loro funzione quindi potrebbe essere quella di determinare una riduzione del reclutamento delle unità motrici

Quindi:

- La corteccia motrice primaria presenta due livelli di organizzazione funzionale:
 - Un sistema di basso livello rappresentato dalle cellule CorticoMotoneurale (CM) che controlla gruppi di muscoli che possono essere reclutati seguendo diverse combinazioni
 - Un sistema di livello superiore in grado di codificare caratteristiche più globali del movimento
- La relazione fra questi due livelli organizzativi è regolata dall'esercizio e dall'apprendimento

Ogni area premotoria codifica aspetti diversi del piano motorio

- Nonostante le proiezioni al midollo spinale delle aree premotorie si sovrappongono a quelle della corteccia motrice primaria le afferenze sono alquanto diverse
- Le lesioni alle aree premotorie provocano deficit motori diversi in particolare viene lesa la capacità di pianificare nello spazio i movimenti
 - Quindi si pensa che la pianificazione del gesto risieda in queste aree

Aree premotorie e pianificazione del movimento

- La pianificazione del movimento delle dita
 - Corteccia motrice supplementare
- Movimenti avviati da eventi sensoriali esterni
 - Aree premotorie laterali
- Immaginazione mentale di un movimento attiva le stesse aree corticali premotorie allo stesso modo come se quel gesto fosse realmente eseguito
 - Studi psicofisici hanno mostrato lo stesso decorso temporale fra esecuzione immaginazione
- Le attivazioni non restano uguali ma cambiano con l'apprendimento

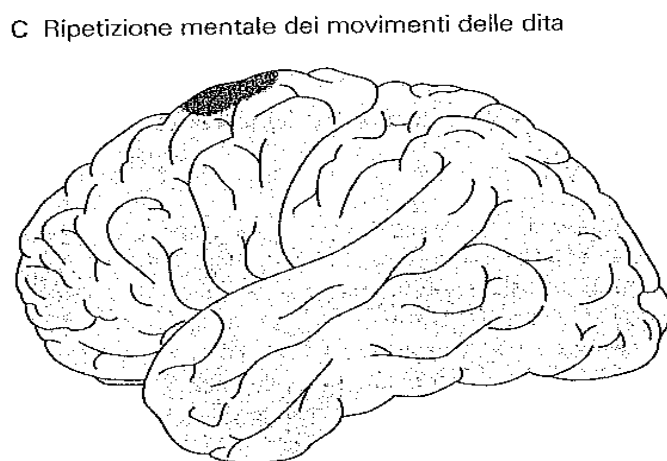
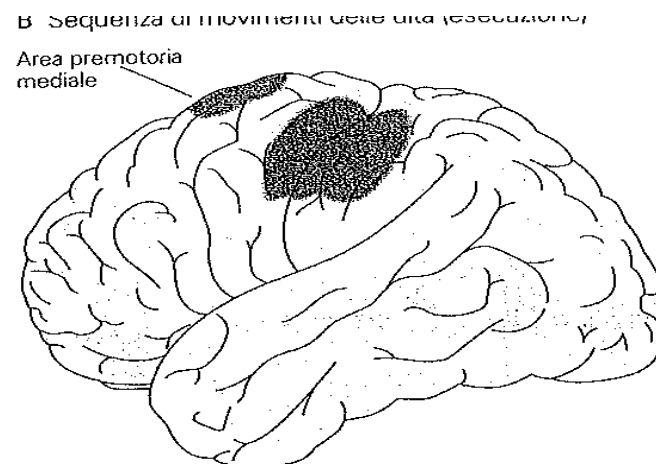
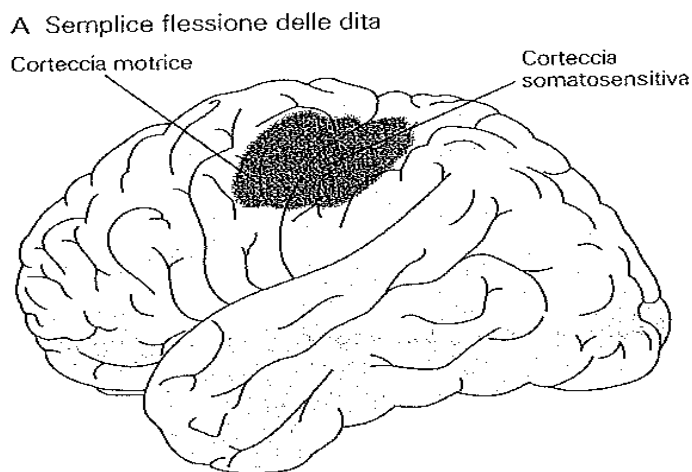
Azione immaginazione

- E' possibile quindi pensare che anche attraverso l'immaginazione di un movimento ci possa essere apprendimento motorio
 - Allenamento ideomotorio
 - Nello sport e nella rieducazione funzionale

- Diverse aree specificano funzioni diverse

Le aree motrici supplementare e pre-supplementare svolgono un importante ruolo funzionale nell'apprendimento di sequenze di movimenti distinti (Fig.38.17)

- La preparazione del movimento avviene nell'area motrice supplementare
 - EEG onda negativa 1 s prima dell'inizio del movimento (bereitschaft potential)
 - misura del flusso ematico mentre le persone immaginavano il movimento.
 - attività neurale simile durante esecuzione e immaginazione del movimento



semplicemente immaginate, l'aumento del flusso ematico interessava un'area corticale disposta anteriormente all'area motrice supplementare di entrambi gli emisferi (Figura 38.17). Quest'area, che è l'area motrice pre-supplementare, è la fonte principale di afferenze all'area motrice supplementare e verrà analizzata più dettagliatamente in seguito.

Il ruolo specifico svolto dall'area motrice supplemen-

Figura 38.17 Durante l'esecuzione di sequenze semplici e complesse di movimenti delle dita e durante l'immaginazione di queste stesse sequenze vengono attivate aree diverse della corteccia cerebrale. Gli aumenti localizzati del flusso ematico cerebrale durante l'esecuzione di particolari comportamenti indicano quali aree della corteccia cerebrale sono implicate in quei comportamenti. Nell'esperimento i cui risultati sono stati riportati nella figura, per determinare il flusso ematico si procedeva ad iniettare, per via endovenosa, una soluzione salina contenente xeno radioattivo e a misurare la radioattività a livello di parti diverse della corteccia cerebrale mediante una serie di rivelatori posti sullo scalpo. Poiché il flusso ematico locale aumenta con l'aumento dell'attività nervosa, la misurazione della radioattività fornisce un indice attendibile dell'attività nervosa stessa presente in corrispondenza della superficie cerebrale. (Modificata, da Roland e collaboratori, 1980.)

A. Quando un dito viene premuto in modo ripetitivo contro una molla, si osserva un aumento del flusso ematico a livello delle aree di controllo della mano delle cortecce motrice primaria e somatosensitiva primaria. L'aumento a livello dell'area motrice è in rapporto con l'esecuzione della risposta motoria, mentre quello dell'area sensitiva è la conseguenza dell'attivazione dei recettori periferici.

B. Durante l'esecuzione di una sequenza complessa di movimenti delle dita l'aumento del flusso ematico interessa anche l'area premotoria mediale che comprende l'area motrice supplementare (SMA) e l'area motrice pre-supplementare (preSMA).

C. Durante la ripetizione mentale della stessa sequenza di movimenti il flusso ematico aumenta solo a livello dell'area premotoria mediale.

Memoria e azione

- Semplice flessione delle dita
 - Corteccia motrice e corteccia somatosensitiva
- Sequenza di movimenti delle dita
 - Corteccia motoria e somatosensitiva +area premotoria mediale
- Ripetizione mentale dei movimenti
 - Area premotoria

Movimenti appresi e non

- Area motrice supplementare
 - Implicata nella definizione di sequenze motorie apprese
- Area motrice pre-supplementare
 - Implicata nell'apprendimento di sequenze motorie
- Durante l'apprendimento diverse connessioni sono necessarie, dopo l'apprendimento i segnali possono essere diretti alla corteccia motrice primaria (fig 38.18)

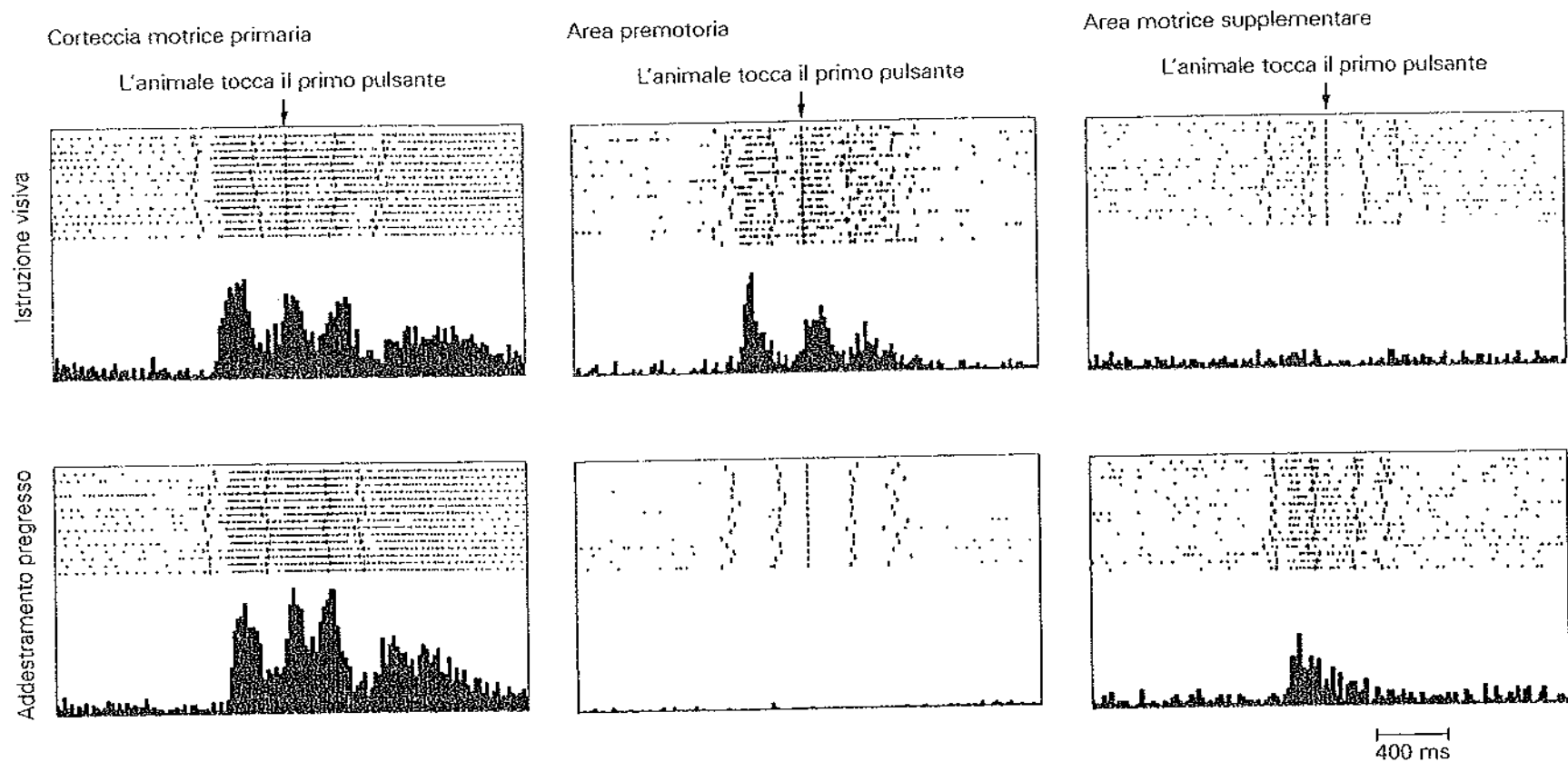


Figura 38.18 L'attività delle cellule della corteccia motrice è diversa a seconda che una sequenza di movimenti venga guidata da istruzioni visive o da istruzioni apprese in precedenza. Un gruppo di scimmie veniva istruito a premere in sequenza tre pulsanti, l'uno dopo l'altro, e la sequenza da eseguire veniva specificata dall'illuminazione consecutiva di tre pannelli, o era stata appresa in precedenza. Dopo aver addestrato ogni animale a eseguire la sequenza di movimenti specificata dai segnali visivi o la sequenza appresa, l'addestramento veniva completato introducendo un intervallo temporale fra la presentazione dell'istruzione circa la sequenza da eseguire e l'inizio della sua esecuzione, che era specificato dalla presentazione di un segnale d'avvio. I diagrammi (*raster plot*, nei quali ogni potenziale d'azione del neurone viene rappresentato con un punto) dell'attività dei neuroni

corticali prima dell'inizio della sequenza di movimenti e nel corso della sua esecuzione sono stati elaborati per 16 repliche della medesima sequenza di movimenti e gli istogrammi si riferiscono all'attività cumulativa registrata nel corso di tutte e 16 le repliche della sequenza di movimenti. L'attività di ogni neurone è stata allineata con il momento in cui l'animale toccava il primo pulsante. Come si può osservare, il neurone della corteccia motrice primaria scaricava sempre, indipendentemente dal fatto che la sequenza da eseguire fosse quella appresa in precedenza o quella specificata dall'accensione dei pannelli. Il neurone dell'area premotoria laterale scaricava solo quando veniva eseguita la sequenza specificata da istruzioni visive, mentre quello dell'area motrice supplementare scaricava solo quando veniva eseguita la sequenza appresa in precedenza. (Da Mushiake, 1991.)

Le aree premotorie laterali contribuiscono alla scelta delle azioni da eseguire e alle rispettive trasformazioni sensitivo-motorie

- Creano l'associazione fra uno stimolo sensoriale ed il movimento adatto da eseguire
 - Scimmie allenate e poi operate con rimozione delle aree premotorie laterali nonostante fossero in grado di recuperare la componente motoria non erano più in grado di creare associazione (es luce rossa direzione della mano a dx)

I movimenti di raggiungimento e di prensione sono mediati da circuiti parieto-premotori diversi

- L'esecuzione di movimenti diretti ad uno scopo richiede un processo di trasformazione sensitivo-motoria
 - Trasformazione di rappresentazioni sensoriali dell'ambiente in segnali di controllo per i muscoli
 - Ad esempio il movimento di raggiungimento richiede che le informazioni visive sulle posizioni dell'oggetto e del braccio vengano usate per specificare le caratteristiche del movimento
 - Il movimento di prensione richiede informazioni visive sulla grandezza e la pesantezza dell'oggetto

Raggiungere ed afferrare

- Studi anatomici e di registrazione da singoli neuroni hanno mostrato che le trasformazioni visuo-motorie per il raggiungimento e di prensione sono mediati da canali premotori distinti ma connesse in parallelo fra loro (Fig. 38.20)
- Durante il raggiungimento:
 - Si codifica la direzione del movimento
- Durante la prensione:
 - Si codifica la forma degli oggetti
 - Si codifica la prensione di precisione o di forza (fig 38.21)

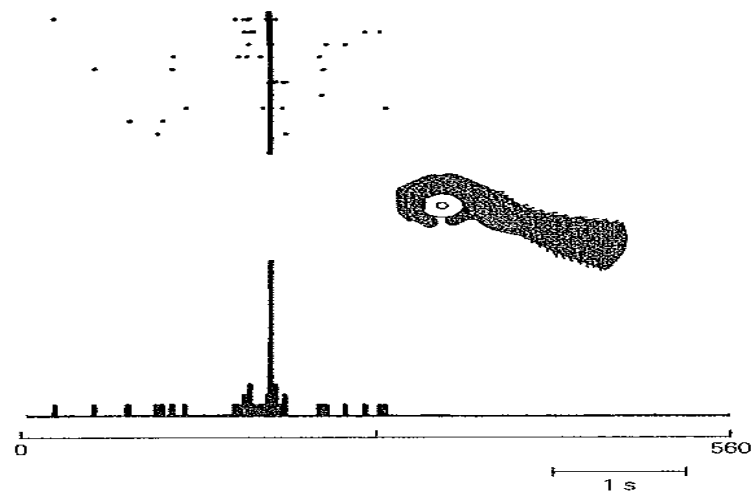
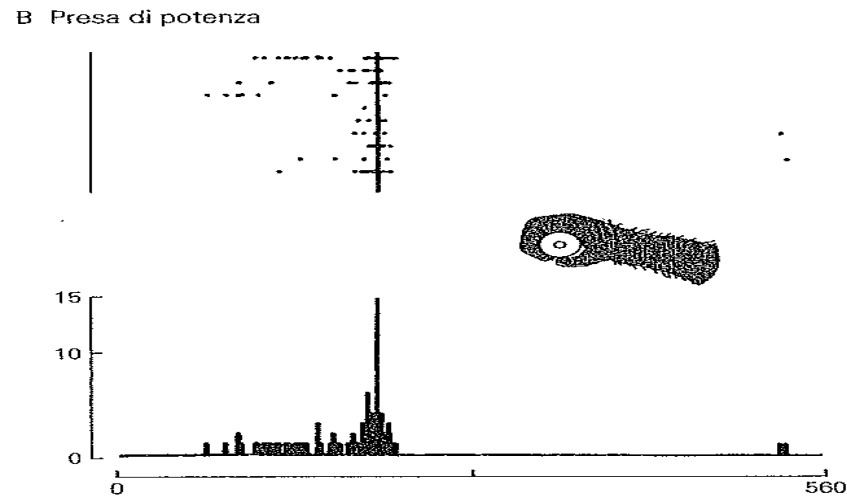
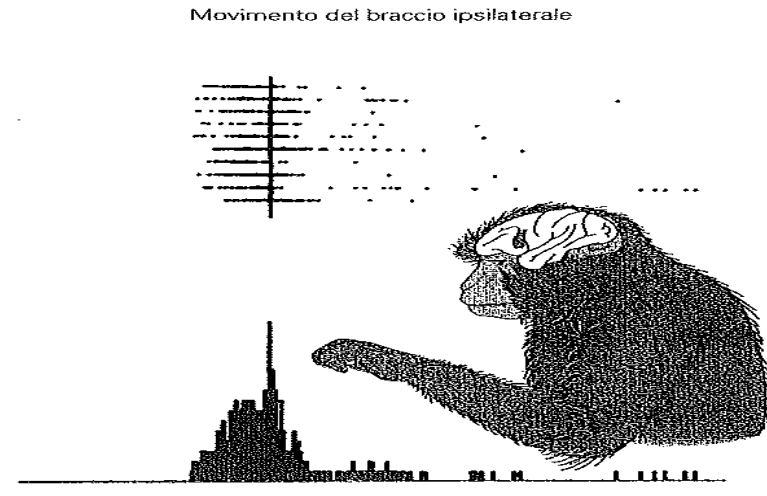
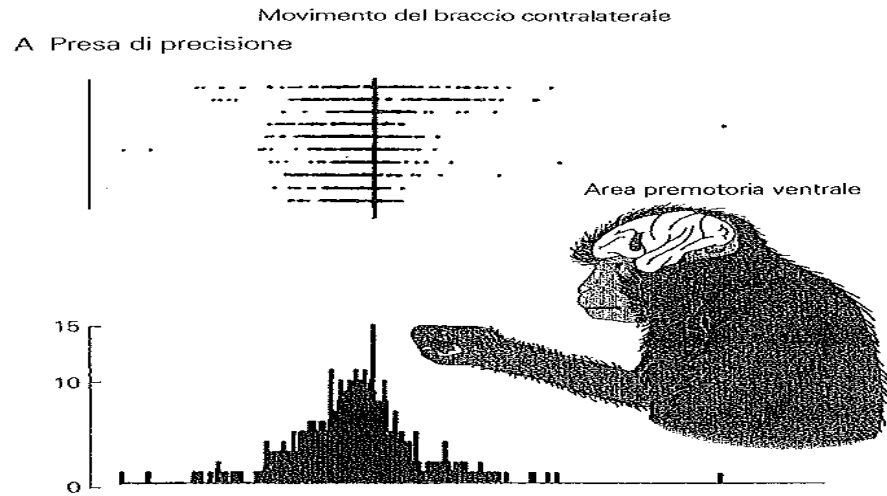


Figura 38.21 I neuroni dell'area premotoria ventrale scaricano soltanto nel corso dell'esecuzione di particolari azioni della mano. I diagrammi (*raster plot*, nei quali ogni potenziale d'azione del neurone viene rappresentato con un punto) e gli istogrammi cumulativi documentano la scarica di un neurone dell'area premotoria laterale ventrale (F5) durante l'esecuzione di una presa di precisione e di una presa di potenza che interessa tutte le dita. Il neurone viene attivato durante l'esecuzione della presa di precisione sia con l'uno che con l'altro braccio, ma non lo è durante l'esecuzione della

presa di potenza, indipendentemente dal braccio utilizzato. Perciò la sua attività dipende dal tipo di presa utilizzato da entrambe le mani. Il fatto che il neurone venga attivato dal movimento di entrambe le mani esclude la possibilità che le differenze riscontrate siano dovute solamente a differenze nella modalità di attivazione dei neuroni corticospinali nel corso dell'esecuzione dei due tipi di prensione. Se fosse stato così, infatti, si sarebbe dovuto osservare l'attivazione di questo neurone solo quando il movimento veniva eseguito dal braccio contralaterale. (Da Rizzolatti e collaboratori, 1996.)

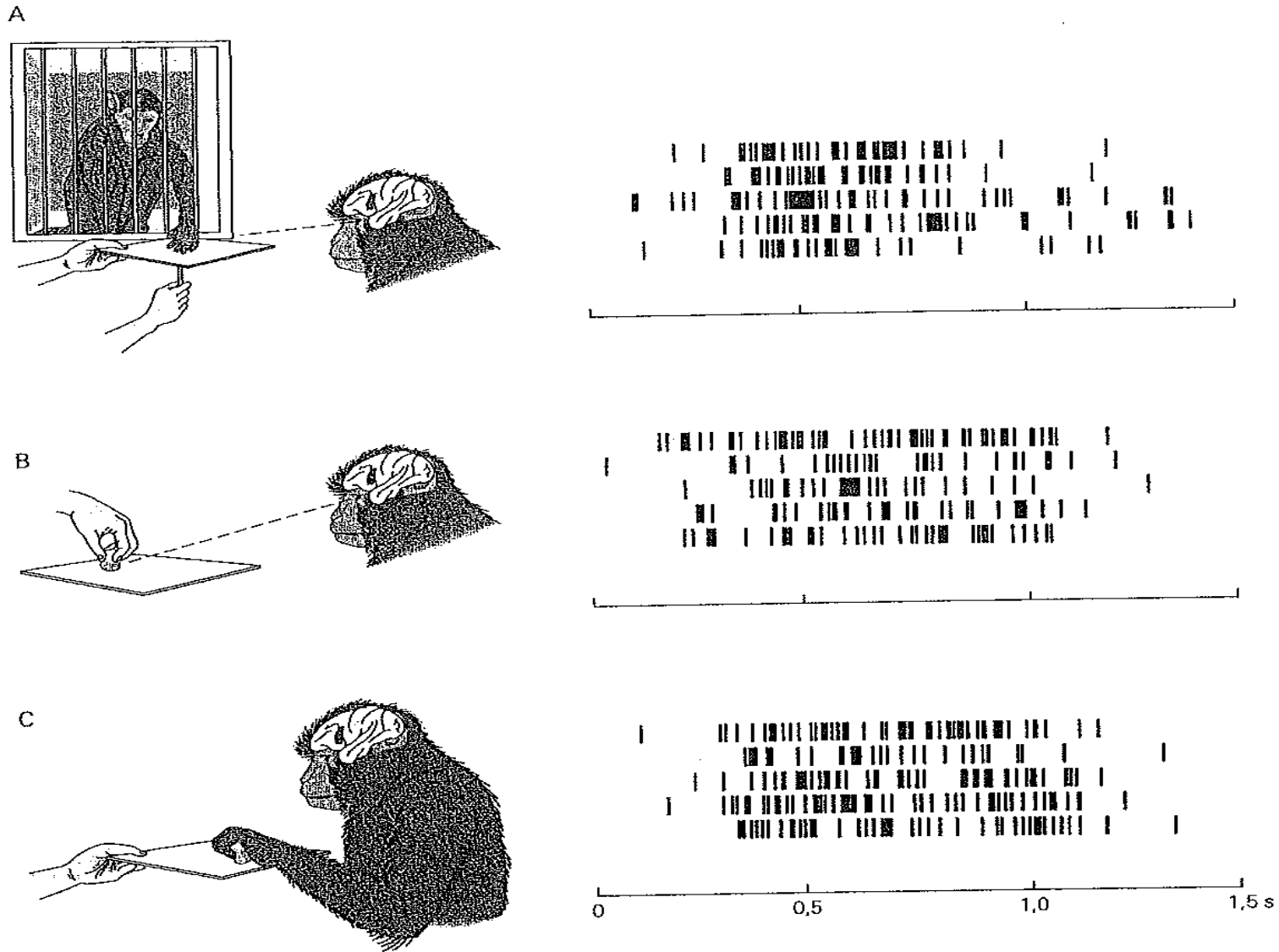
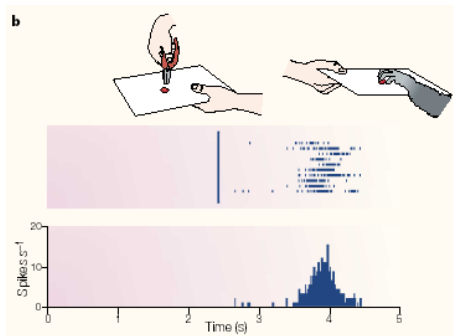
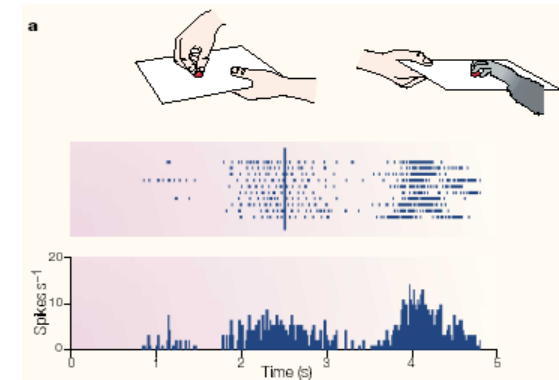


Figura 38.22 Neurone dell'area premotoria ventrale che diventa attivo sia quando la scimmia esegue un particolare compito motorio che quando osserva un altro soggetto eseguire lo stesso compito. Il fatto che lo stesso neurone diventi attivo durante l'esecuzione dell'azione o la sua osservazione suggerisce che esso sia implicato nella rappresentazione astratta del compito motorio.

A. Attività del neurone mentre la scimmia osserva un'altra scimmia eseguire una presa di precisione.
 B. Attività del medesimo neurone mentre la scimmia osserva uno degli sperimentatori che esegue la stessa presa di precisione.
 C. Attività del medesimo neurone mentre la scimmia esegue una presa di precisione. (Da Rizzolatti e collaboratori, 1996.)

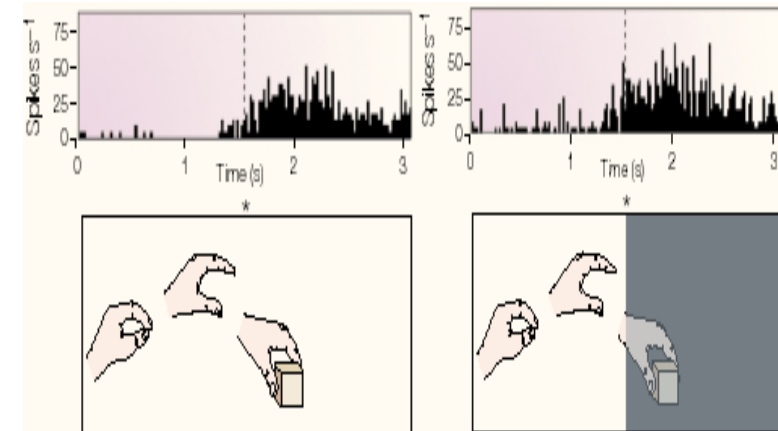
NEURONI A SPECCHIO

Nell'area pre-motoria della scimmia sono state identificate *cellule nervose* che mostrano la stessa attivazione sia durante l'esecuzione che l'osservazione di un'azione di prensione (di Pellegrino, et al. 1992; Gallese, et al. 1996; Rizzolatti, Fadiga et al 1996)



Questi neuroni risultano attivi solo per l'osservazione di azioni che le scimmie conoscono (afferrare un oggetto con una tenaglia anzichè con le mani non attiva il sistema di neuroni in esame)

Però questi neuroni sono attivi anche quando il movimento osservato è implicito (viene mostrata alla scimmia solo una parte dell'azione) (Umiltà', et al. 2001).

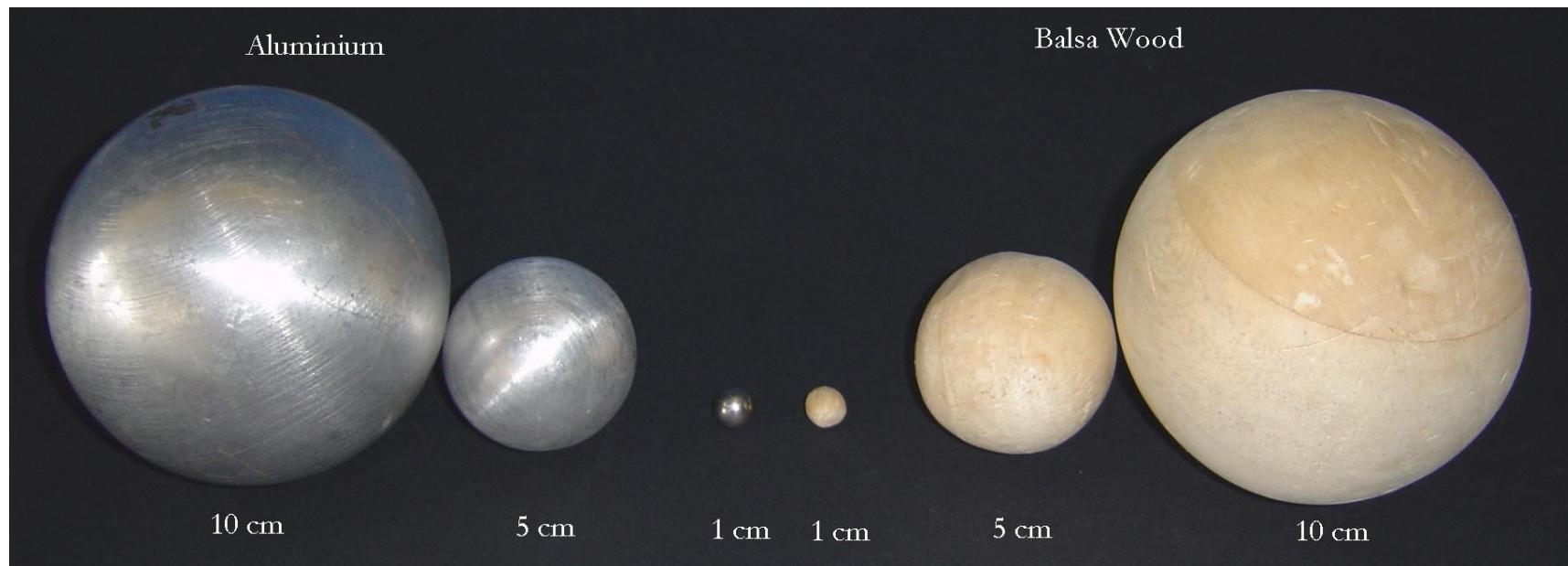


Neuroni a specchio anche nell'essere umano?

Verificare se durante l'immaginazione di una azione di presa la corteccia motoria si attiva modulando le caratteristiche degli oggetti (grandezza, densità & massa) come quando l'azione viene eseguita realmente

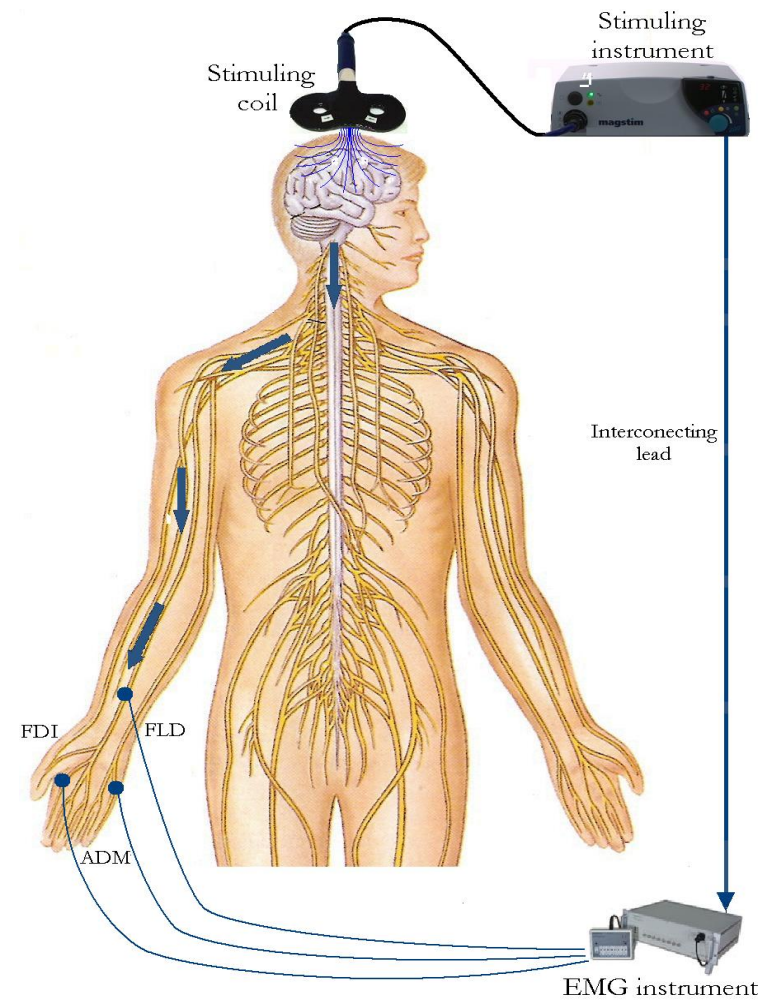
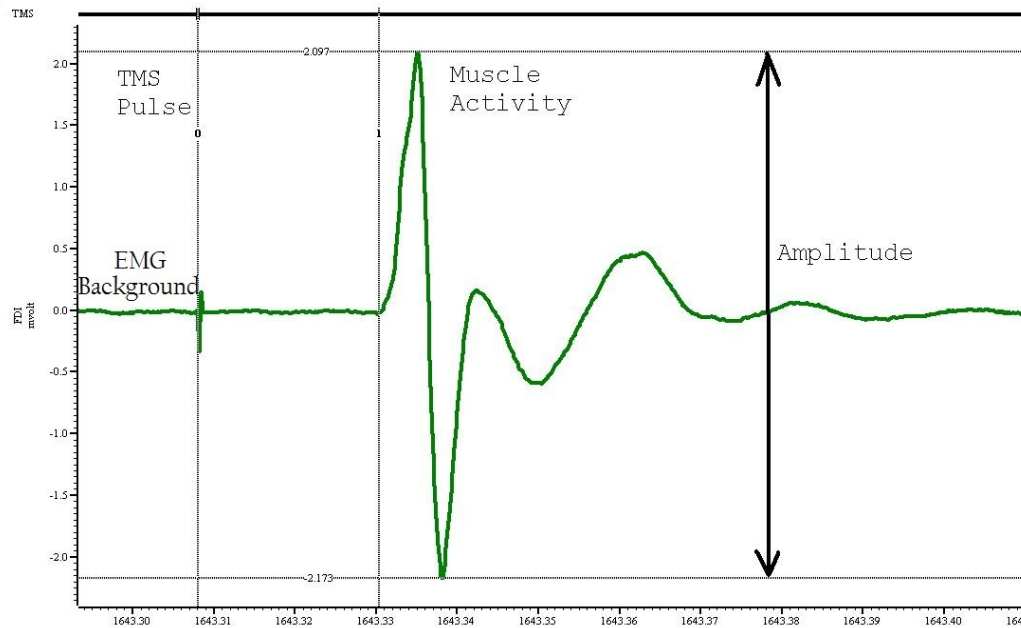
Density		Diameters		
[gr/cm ³]		1 cm	5 cm	10 cm
Aluminum	2.7	1.4	176.7	1413.7
Balsa Wood	0.2	0.1	13.1	104.7

● Immagina di afferrare e afferra

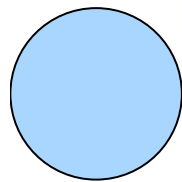
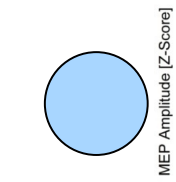
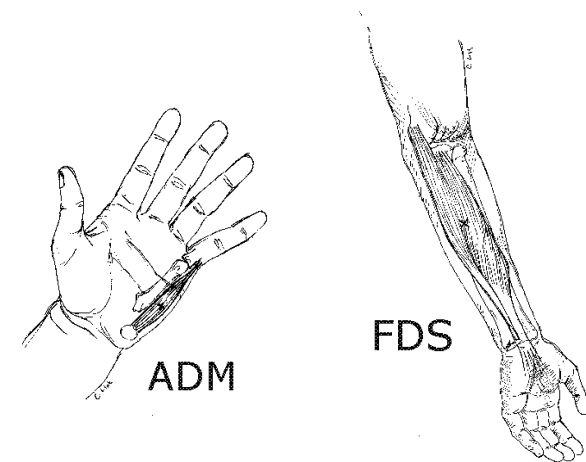
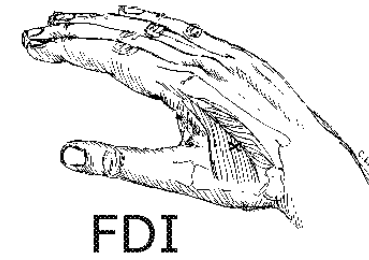
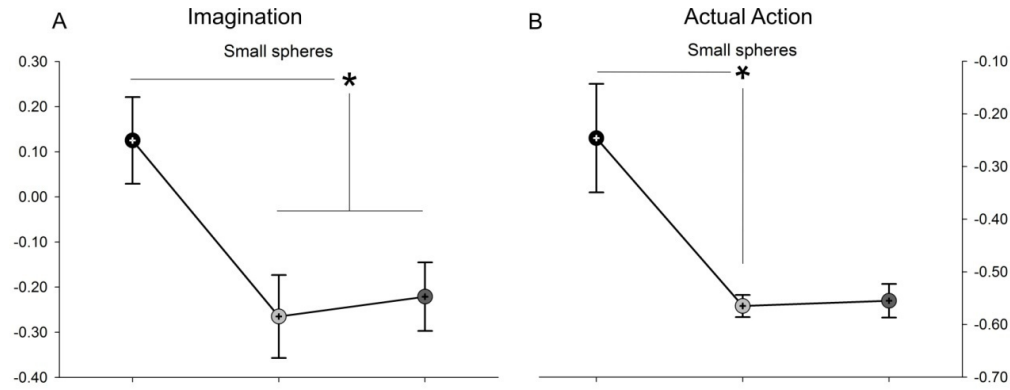


Magnetica transcranica

Motor Evoked Potential (MEP)

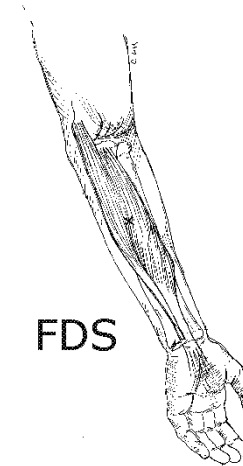
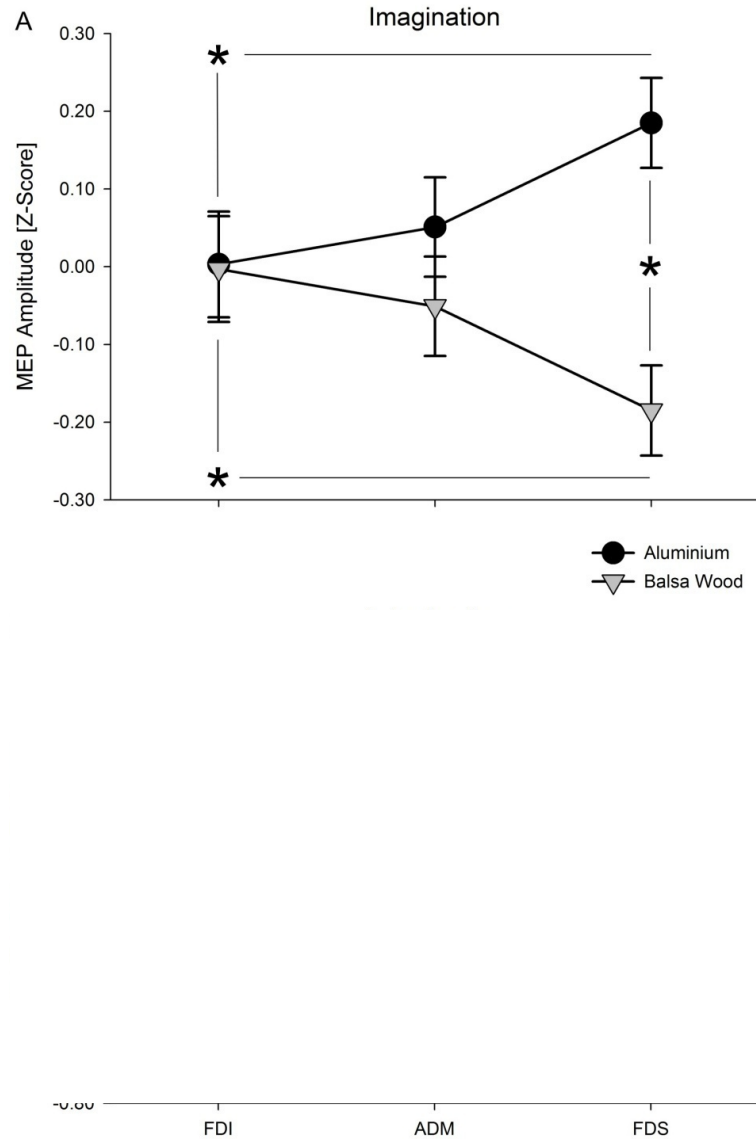


Grandezza dell'oggetto



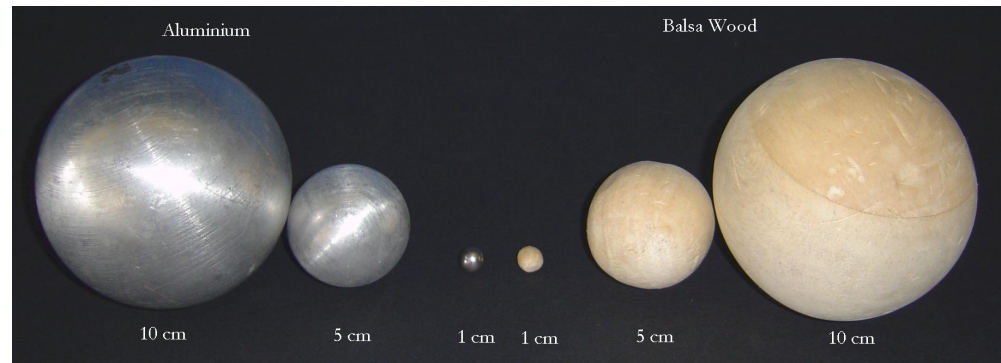
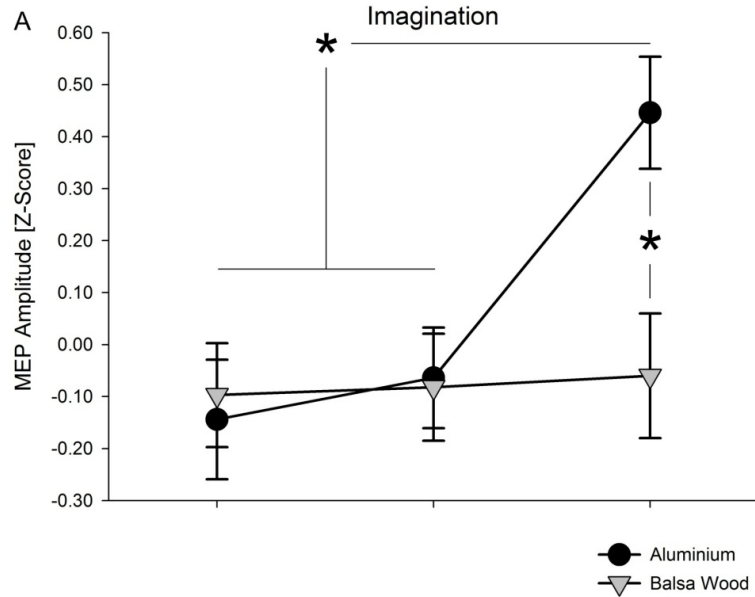
FDI ADM FDS FDI ADM FDS

Densità dell'oggetto



FDS

Massa dell'oggetto



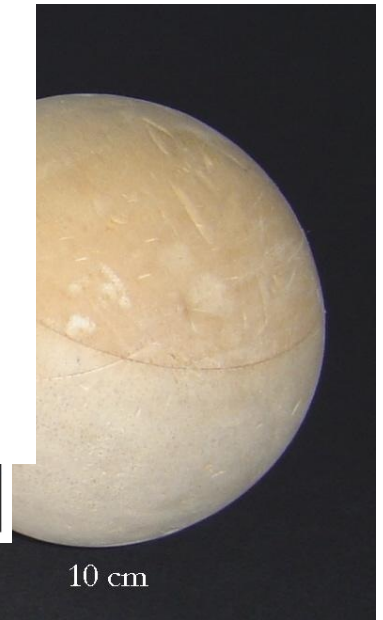
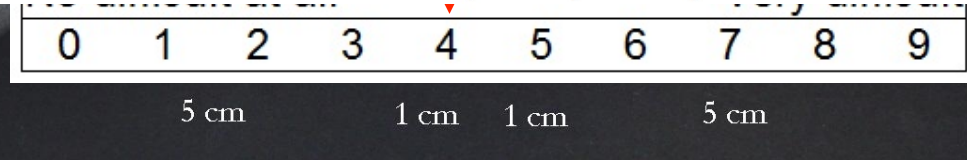
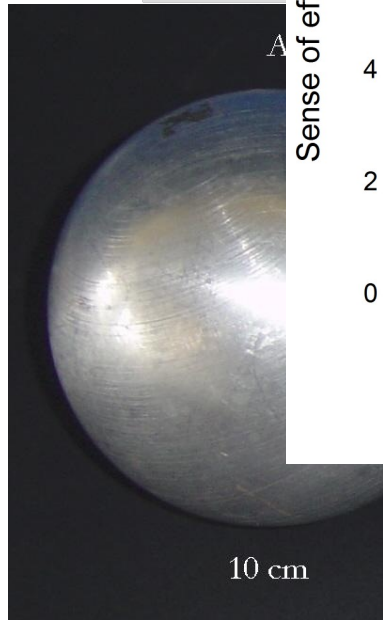
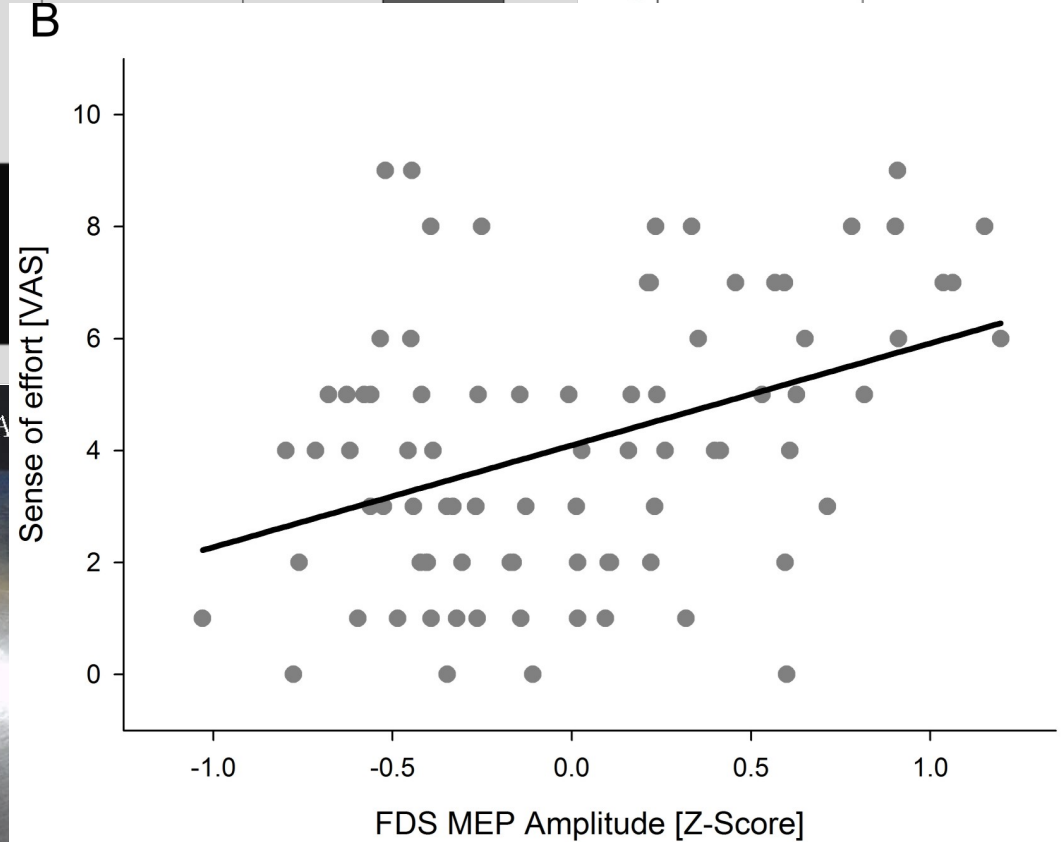
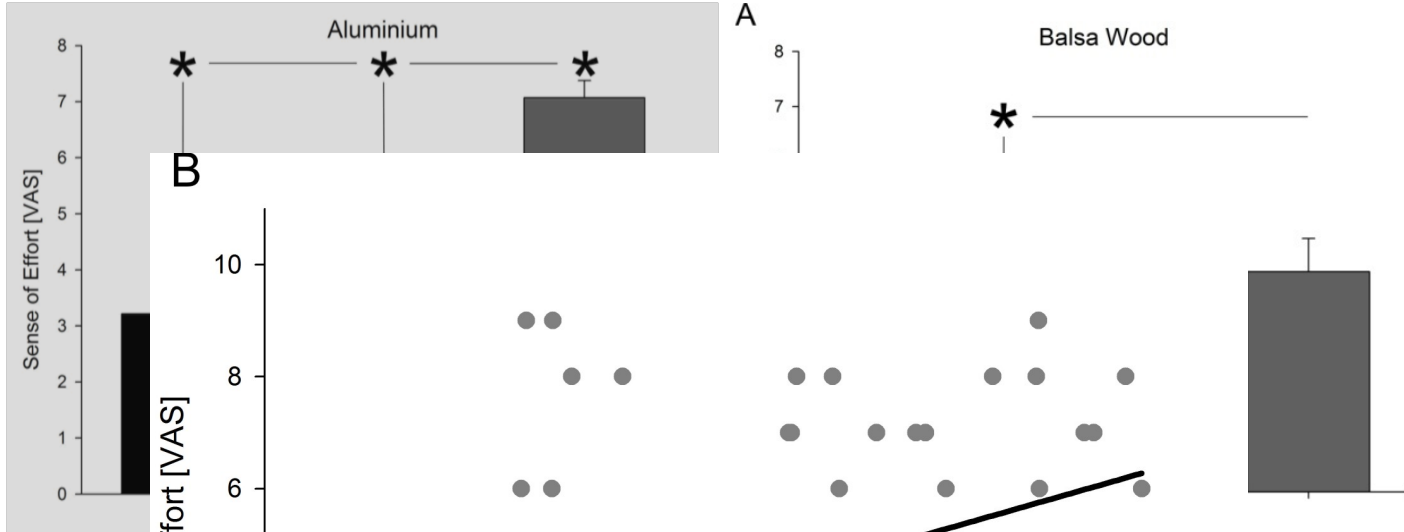
	Density	Diameters		
	[gr/cm ³]	1 cm	5 cm	10 cm
Aluminum	2.7	1.4	176.7	1413.7
Balsa Wood	0.2	0.1	13.1	104.7

Small

Medium

Large

Questionario



Una visione d'insieme

- La mappa motoria a livello della corteccia cerebrale non è una semplice mappa corporea ma integra funzionalmente:
 - I diversi compiti motori
 - Combinazioni di diversi movimenti con equifinalità
 - Singoli muscoli e articolazioni sono rappresentati ripetutamente

Connessioni principali

- I neuroni corticospinali terminano su:
 - Motoneuroni spinali
 - Interneuroni
- Per questo movimenti volontari possono far uso attraverso questi circuiti anche dei riflessi
- I comandi motori sono ordinati in forma gerarchica
 - I neuroni della corteccia motrice scaricano a certi livelli di complessità del compito da eseguire mentre i neuroni spinali scaricano a complessità inferiori

Corteccia primaria e aree premotorie

- Aree premotorie codificano caratteristiche + generali del movimento rispetto alla corteccia primaria
- Aree premotorie attive nella programmazione del movimento e nella sua rappresentazione mentale

Aree motorie e apprendimento

- Aree diverse sono coinvolte a seconda del livello di apprendimento
- La codifica di particolari parametri del movimento può andare da un gruppo di neuroni ad un altro e da un'area della corteccia da un'altra man mano che un gesto è appreso
- L'esecuzione di un nuovo movimento coinvolge molte aree motorie e parietali, poi man mano che l'apprendimento si fissa un minor coinvolgimento è richiesto

Osservare/immaginare ed eseguire

- Esistono neuroni nella corteccia che si attivano sia quando un'azione viene osservata che immaginata o eseguita
- Forte relazione fra percezione e azione
 - Preprogrammazione di una azione
 - Simulazione interna di una azione
 - Allenamento ideomotorio