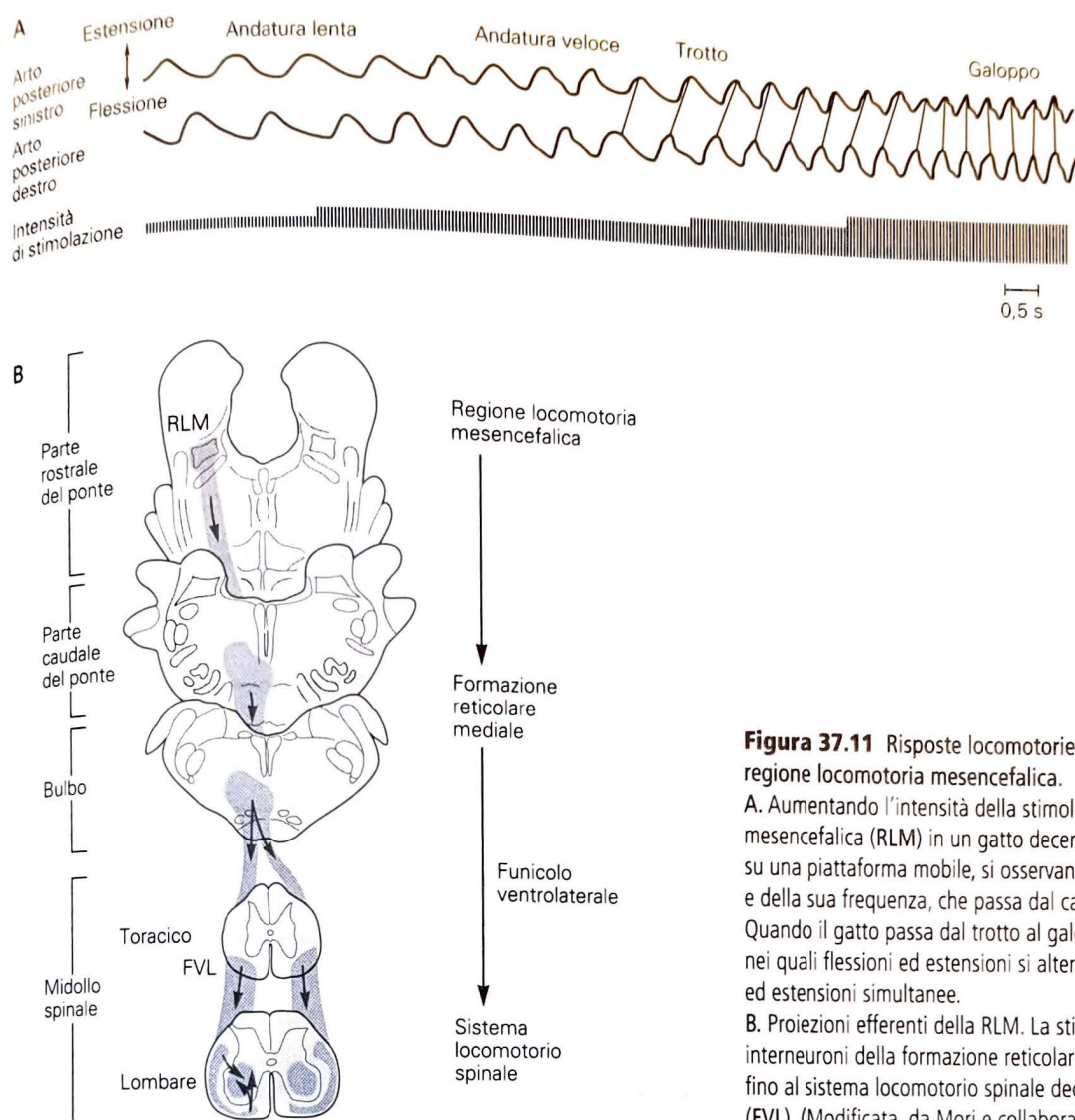


## **Per iniziare il cammino e per controllarne l'adattamento alle condizioni ambientali sono necessari segnali ritrasmessi dalle vie discendenti**

Sebbene lo schema motorio di base del cammino venga generato a livello del midollo spinale, nel controllo fine dei movimenti deambulatori sono implicate numerose regioni cerebrali, comprese la corteccia motrice, il cervelletto e varie altre regioni del tronco dell'encefalo. Esperimenti di registrazione da neuroni di tutte queste regioni hanno dimostrato che molti di essi sono ritmicamente attivi durante l'attività locomotoria e, di conseguenza, debbono essere in qualche modo implicati nella produzione dello schema locomotorio. Tuttavia, ciascuna regione svolge un ruolo diverso nella regolazione dell'attività locomotoria.

La regolazione sovraspinale del cammino, in senso lato, può essere operata da tre sistemi funzionali distinti. Uno di essi attiva il sistema locomotorio spinale e controlla la velocità complessiva della locomozione, il secon-





**Figura 37.11** Risposte locomotorie alla stimolazione elettrica della regione locomotoria mesencefalica.

**A.** Aumentando l'intensità della stimolazione della regione locomotoria mesencefalica (RLM) in un gatto decerebrato che viene fatto camminare su una piattaforma mobile, si osservano variazioni progressive del passo e della sua frequenza, che passa dal cammino lento al trotto e poi al galoppo. Quando il gatto passa dal trotto al galoppo, i movimenti degli arti posteriori nei quali flessioni ed estensioni si alternavano, si trasformano ora in flessioni ed estensioni simultanee.

**B.** Proiezioni efferenti della RLM. La stimolazione della RLM eccita interneuroni della formazione reticolare mesencefalica i cui assoni discendono fino al sistema locomotorio spinale decorrendo nel funicolo ventrolaterale (FVL). (Modificata, da Mori e collaboratori, 1992.)

do conferisce un maggior grado di precisione allo schema locomotorio in risposta ai segnali a feed-back provenienti dagli arti e il terzo, infine, guida i movimenti degli arti in risposta a segnali visivi (Figura 37.10).

### ***I segnali ritrasmessi dalle vie discendenti del tronco dell'encefalo danno l'avvio al cammino e ne controllano la velocità***

Nei loro fondamentali studi sui gatti decerebrati Mark Shik, Fidor Severin e Grigori Orlowsky dimostrarono che la stimolazione elettrica tonica della regione locomotoria mesencefalica dà l'avvio al cammino quando gli animali vengono posti su una piattaforma in movimento. Il ritmo dell'attività locomotoria non dipende dalle caratteristiche temporali della stimolazione elettrica, ma dalla sua intensità.

Per stimolazioni di bassa intensità l'animale va al passo e la sua velocità cresce mano a mano che l'intensità della stimolazione aumenta; per stimolazioni progressivamente più intense l'animale passa al trotto ed infine al galoppo (Figura 37.11A). Quindi, un segnale di controllo

relativamente semplice proveniente dal tronco dell'encefalo, del quale può essere modificata solo l'intensità, non solo dà l'avvio alla locomozione, ma ne controlla anche la velocità.

È particolarmente interessante notare che le variazioni del passo sono associate con cambiamenti della coordinazione dei movimenti degli arti: una relazione fuori fase fra le gambe destra e sinistra, come quella che si osserva nel cammino, si modifica in una relazione in fase, passando al galoppo. Queste variazioni della coordinazione fra gli arti sono mediate molto probabilmente da circuiti locali del midollo spinale, in quanto si osservano anche nei gatti spinali che vengono fatti camminare su una piattaforma mobile, quando la sua velocità viene aumentata.

Oltre alla regione locomotoria mesencefalica, anche altre regioni motorie cerebrali, compresa la regione locomotoria subtalamica e la regione locomotoria pontina, possono indurre i movimenti del cammino quando vengono stimulate elettricamente. Non sono state ancora chiarite, tuttavia, le modalità di interazione di queste regioni del tronco dell'encefalo nel controllo della locomozione normale.



***I segnali discendenti che danno l'avvio alla locomozione vengono ritrasmessi attraverso la via reticolospinale***

In quale modo i segnali provenienti dalle regioni locomotorie del tronco dell'encefalo vengono trasmessi alle reti neuronali del midollo spinale che generano gli schemi locomotori? Poiché negli animali spinali acuti l'applicazione di composti adrenergici è spesso sufficiente per dare l'avvio al cammino, inizialmente fu avanzata l'ipotesi che l'avvio e il mantenimento dell'attività locomotoria dipendesse dall'attività della via discendente noradrenergica che prende origine dal locus coeruleus o dalla via discendente serotoninergica che si origina dal nucleo del rafe.

Tuttavia, nessuna di queste due vie aminergiche è essenziale per la locomozione, perché l'attività locomotoria può essere evocata anche dopo deplezione di entrambe le amine. Attualmente si ritiene che le amine biogene regolino l'intensità e le caratteristiche temporali dell'attività dei motoneuroni della rete locomotoria del midollo spinale. Perciò, i sistemi aminergici, anche se possono

dare l'avvio ai movimenti del passo nei preparati spinali, non sembrano svolgere questa funzione negli animali intatti.

Se i sistemi aminergici non danno l'avvio alla locomozione, quali segnali discendenti sono necessari perché abbia inizio l'attività deambulatoria? Indicazioni sulla risposta a questo interrogativo sono venute da ricerche sul processo d'avvio dell'attività locomotoria condotte nel ratto neonato e nella Lampreda. In entrambe le specie la somministrazione di agonisti per i recettori del glutammato dà l'avvio all'attività locomotoria. Recentemente un fenomeno simile è stato osservato anche nel Gatto. Nel gatto decerebrato la somministrazione intratecale, a livello del midollo spinale, di agonisti che si legano ai recettori di tipo NMDA per il glutammato dà l'avvio alla locomozione, mentre l'applicazione di antagonisti di questi recettori ne impedisce l'avvio che, di norma, viene indotto dalla stimolazione della regione locomotoria mesencefalica. Queste osservazioni suggeriscono che nel processo d'avvio dell'attività deambulatoria siano implicate vie discendenti glutammatergiche.