

Κεφάλαιο 10

Η φυσιολογία των κινητικών συστημάτων

Περιεχόμενα κεφαλαίου

- 10.1 Εισαγωγή
- 10.2 Η ιεραρχική φύση των κινητικών συστημάτων ελέγχου
- 10.3 Οργάνωση του νωτιαίου μυελού
- 10.4 Αντανακλαστική δράση και αντανακλαστικά τόξα
- 10.5 Ο ρόλος των μυϊκών ιδιοδεκτικών υποδοχέων στην εκούσια κινητική δραστηριότητα
- 10.6 Επιπτώσεις τραυματισμού του νωτιαίου μυελού
- 10.7 Κατιούσες οδοί που εμπλέκονται στον έλεγχο της κίνησης
- 10.8 Ο έλεγχος της στάσης του σώματος
- 10.9 Κινήσεις κατευθυνόμενες από στόχο επίτευξης
- 10.10 Ο ρόλος της παρεγκεφαλίδας στον έλεγχο της κίνησης
- 10.11 Τα βασικά γάγγλια
- 10.12 Τελικές παρατηρήσεις

Αυτό το κεφάλαιο θα σας βοηθήσει να καταλάβετε:

- Την ιεραρχική φύση του ελέγχου ανάμεσα στα κινητικά συστήματα του σώματος
- Την οργάνωση του νωτιαίου μυελού και το ρόλο του στην αντανακλαστική δραστηριότητα
- Την συμβολή των νωτιαίων αντανακλαστικών στον έλεγχο της στάσης του σώματος
- Τις κατιούσες οδούς που ρυθμίζουν την έξοδο της κίνησης από το νωτιαίο μυελό
- Το ρόλο των κινητικών φλοιικών περιοχών στον προγραμματισμό και την εκτέλεση εκούσιας δραστηριότητας
- Την οργάνωση της παρεγκεφαλίδας και το ρόλο της σε εκλεπτυσμένες, συντονισμένες κινήσεις
- Το ρόλο των βασικών γαγγλίων στο σχεδιασμό και την εκτέλεση καθορισμένων κινητικών προτύπων
- Τις επιδράσεις των κακώσεων σε διάφορα επίπεδα της κινητικής ιεραρχίας

10.1 Εισαγωγή

Η ενδομήτρια κίνηση είναι ανιχνεύσιμη με υπερηχογράφημα από πολύ πρώιμο στάδιο της κύησης και γίνεται αισθητή από τη μητέρα για πρώτη φορά μεταξύ 16 και 20 εβδομάδων («ταχύτητα» του **εμβρύου** (fetus)). Μέχρι τη στιγμή της γέννησης, ένα μωρό είναι ικανό για κάποια συντονισμένη κίνηση. Κατά τα δύο πρώτα χρόνια της ζωής του, καθώς ο εγκέφαλος και ο νωτιαίος μυελός συνεχίζουν να αναπτύσσονται και να ωριμάζουν, ένα παιδί μαθαίνει να αψηφά τη βαρύτητα, με το να κά-

θεται πρώτα και μετά να στέκεται. Αργότερα, μαθαίνει να περπατά, να τρέχει, να πηδά και να σκαρφαλώνει. Ταυτόχρονα, αποκτάται η ικανότητα εκτέλεσης των κινήσεων ακριβείας που απαιτούνται για πολύπλοκους χειρισμούς και για την ομιλία. Εν ολίγοις, η συντονισμένη σκόπιμη κίνηση είναι μια θεμελιώδης πτυχή της ανθρώπινης ύπαρξης.

Η απλούστερη μορφή κινητικής πράξης που ελέγχεται από το νευρικό σύστημα ονομάζεται **αντανακλαστικό** (reflex). Αυτή είναι μια ταχέως εκτελούμενη, αυτόματη και στερεότυπη απάντηση σε ένα δεδομένο ερέθισμα. Καθώς τα αντανακλαστικά δεν βρίσκονται υπό τον συνειδητό έλεγχο του εγκεφάλου, περιγράφονται ως ακούσιες κινητικές πράξεις. Ωστόσο, τα περισσότερα αντανακλαστικά περιλαμβάνουν εκτεταμένο συντονισμό μεταξύ ομάδων μυών και αυτό επιτυγχάνεται με διασυνδέσεις μεταξύ διαφόρων ομάδων κεντρικών νευρώνων. Οι νευρώνες που σχηματίζουν την οδό που ακολουθούν οι νευρικές ώσεις που είναι υπεύθυνες για ένα αντανακλαστικό συνθέτουν ένα **αντανακλαστικό τόξο** (reflex arc). Πολλές εκούσιες κινητικές πράξεις καθοδηγούνται από τις εγγενείς ιδιότητες των αντανακλαστικών τόξων, αλλά τροποποιούνται από εντολές από υψηλότερα κέντρα στον εγκέφαλο και σήματα από αισθητήριες εισόδους.

Μπορούν να διακριθούν δύο είδη εκούσιας κινητικής λειτουργίας: (i) η διατήρηση της θέσης (στάση) και (ii) κινήσεις κατευθυνόμενες από τον στόχο επίτευξης. Στην πράξη είναι άρρηκτα συνδεδεμένα. Μια στοχοκατευθυνόμενη κίνηση θα εκτελεστεί με επιτυχία μόνο εάν το κινούμενο άκρο τοποθετείται πρώτα σωστά. Παρόμοια, μια στάση μπορεί να διατηρηθεί μόνο εάν γίνουν κατάλληλες αντισταθμιστικές κινήσεις για να εξουδετερωθεί οποιαδήποτε δύναμη τείνει να αντιταχθεί σε αυτή τη στάση.

Η φυσιολογική κατανόηση εξακολουθεί να είναι ανεπαρκής για να επιτρέψει την πλήρη εξήγηση των γεγονότων που συμβαίνουν μέσα στο κεντρικό νευρικό σύστημα κατά την εκτέλεση μιας εκούσιας κίνησης. Δεν υπάρχει αμφιβολία ότι η εκούσια κίνηση διαταράσσεται όποτε υπάρχει διακοπή των προσαγωγών οδών προς τον εγκέφαλο που προέρχονται από όργανα αίσθησης όπως ο λαβύρινθος, τα μάτια, οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς και οι μηχανοϋποδοχείς. Ωστόσο, τι συμβαίνει μεταξύ της άφιξης προσαγωγών πληροφοριών και της εκτέλεσης μιας κατάλληλης κίνησης είναι ασαφές. Ομοίως, οι διαδικασίες της κινητικής μάθησης και η σχέση μεταξύ της πρόθεσης πραγματοποίησης μιας κίνησης και της ίδιας της κίνησης παραμένουν ελάχιστα κατανοητές.

Η διερεύνηση των τρόπων με τους οποίους το ΚΝΣ ελέγχει την κίνηση είναι πολύ πιο δύσκολη από τη μελέτη των αισθητικών συστημάτων. Υπάρχουν πολλοί λόγοι για αυτό. Πρώτον, οι ίδιες οι κινήσεις είναι δύσκολο να περιγραφούν με ακριβή, πο-

σοτικό τρόπο. Δεύτερον, ενώ ο πειραματισμός σε αναισθητοποιημένα ζώα μπορεί να δώσει χρήσιμες πληροφορίες σχετικά με την οργάνωση των αντανακλαστικών, είναι λιγότερο χρήσιμος στη διερεύνηση των εκούσιων κινήσεων. Τρίτον, οι πολλές σύνθετες κινητικές οδοί λειτουργούν παράλληλα, καθιστώντας δύσκολη την ανάθεση συγκεκριμένων ρόλων σε καθεμία. Επιπλέον, κάθε κινητική πράξη οδηγεί σε αισθητική ανάδραση που μπορεί να την τροποποιήσει περαιτέρω.

Παρά αυτές τις δυσκολίες, είναι δυνατό να οριστούν ορισμένα βασικά ερωτήματα που πρέπει να αντιμετωπιστούν εάν θέλουμε να σημειώσουμε πρόοδο προς την καλύτερη κατανόηση των κινητικών συστημάτων.

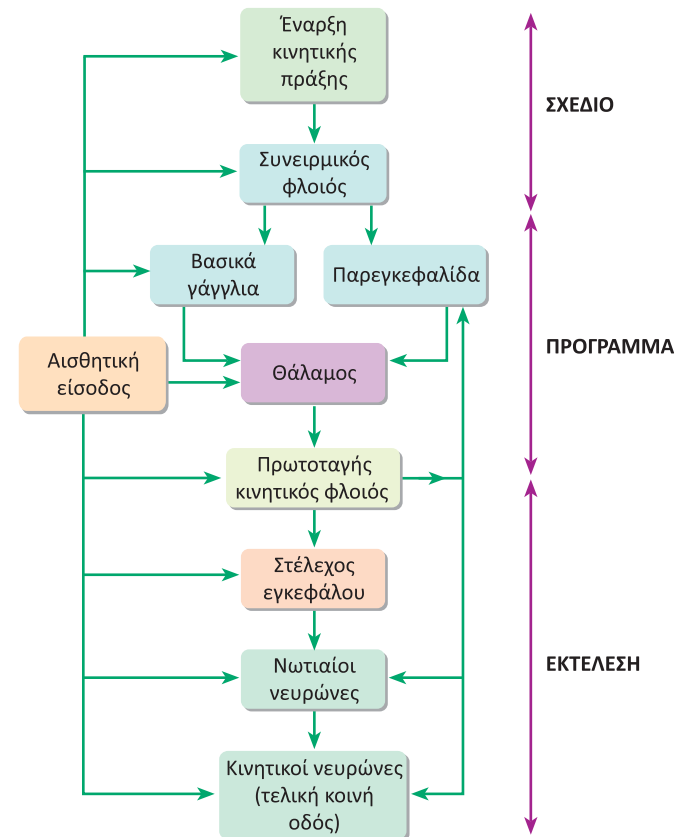
1. Ποια δομικά συστατικά του κεντρικού και περιφερικού νευρικού συστήματος συμμετέχουν στη διατήρηση της στάσης και στην κίνηση του κεφαλιού, του κορμού και των άκρων;
2. Πώς οργανώνονται τα αντανακλαστικά εντός του νωτιαίου μυελού;
3. Πώς επηρεάζουν τα «άνωτερα κέντρα» τα θεμελιώδη κινητικά πρότυπα που περιέχονται στο νωτιαίο μυελό;
4. Πώς χρησιμοποιούνται οι πληροφορίες από τα περιφερειακά αισθητήρια όργανα για τη σχεδίαση και την τελειοποίηση τόσο των μηχανισμών στάσης του σώματος όσο και των εκούσιων κινήσεων;

10.2 Η ιεραρχική φύση των συστημάτων ελέγχου της κίνησης

Ο όρος **κινητικό σύστημα** (motor system) αναφέρεται στις νευρικές οδούς που ελέγχουν την αλληλουχία και το μοτίβο των μυϊκών συσπάσεων. Οι δομές που είναι υπεύθυνες για τον νευρικό έλεγχο της στάσης και της κίνησης κατανέμονται σε όλο τον εγκέφαλο και το νωτιαίο μυελό, όπως υποδεικνύεται στην Εικόνα 10.1.

Καθώς οι σκελετικοί μύες μπορούν να συστέλλονται μόνο ως απόκριση στη διέγερση των κινητικών νευρώνων που τους τροφοδοτούν, όλες οι κινητικές πράξεις εξαρτώνται από νευρικά κυκλώματα που τελικά συγκλίνουν στους α-κινητικούς νευρώνες που σχηματίζουν την έξοδο του κινητικού συστήματος. Όπως συζητήθηκε στο Κεφάλαιο 7, κάθε κινητικός νευρώνας τροφοδοτεί έναν αριθμό σκελετικών μυϊκών ινών· ένας α-κινητικός νευρώνας μαζί με τις σκελετικές μυϊκές ίνες που νευρώνει αποτελούν μια **κινητική μονάδα**, η οποία είναι το βασικό στοιχείο του κινητικού ελέγχου. Για το λόγο αυτό, οι α-κινητικοί νευρώνες αναφέρονται συχνά ως το τελικό κοινό μονοπάτι του κινητικού συστήματος. Οι διεργασίες που αποτελούν τη βάση της νευρομυϊκής μετάδοσης και της μυϊκής συστολής συζητούνται στα Κεφάλαια 7 και 8.

Οι κινητικοί νευρώνες βρίσκονται στο εγκεφαλικό στέλεχος και στο νωτιαίο μυελό. Η διεγερσιμότητά τους επηρεάζεται από νευρικές οδούς που μπορεί να σχηματίσουν τοπικά κυκλώματα ή που προκύπτουν σε διάφορες περιοχές του εγκεφάλου. Έτσι, υπάρχει μια ιεραρχική διάταξη των λεγόμενων «κινητικών κέντρων» από το νωτιαίο μυελό στον εγκεφαλικό φλοιό. Πολλά αντανακλαστικά ελέγχονται από νευρωνικά κυκλώματα εντός του νωτιαίου μυελού που καθορίζουν το βασικά κινητικά μοτίβα στάσης και κίνησης. Με τη σειρά τους, αυτά επηρεάζονται από εντολές από ανώτερα κέντρα στον εγκέφαλο: ο έλεγχος της στάσης ασκείται σε μεγάλο βαθμό στο επίπεδο του εγκεφαλικού στελέχους, ενώ οι στοχοκατευθυνόμενες κινήσεις απαιτούν τη συμμετοχή του εγκεφαλικού φλοιού. Τα βασικά γάγγλια και η παρεγκεφαλίδα παίζουν σημαντικό ρόλο στον έλεγχο της κίνησης, αν και κανένα δεν συνδέεται άμεσα



Εικόνα 10.1 Διαγραμματική αναπαράσταση της ιεραρχίας των κινητικών συστημάτων του σώματος, που δείχνει τις δυνατές αλληλεπιδράσεις μεταξύ τους.

με τους κινητικούς νευρώνες του νωτιαίου μυελού. Αντίθετα, επηρεάζουν τον κινητικό φλοιό μέσω των θαλαμικών πυρήνων (βλ. Εικόνα 10.1).

10.3 Οργάνωση του νωτιαίου μυελού

Οι α-κινητικοί νευρώνες (σωματικοί κινητικοί νευρώνες) είναι μεγάλοι νευρώνες των οποίων τα κυτταρικά σώματα βρίσκονται σε στήλες μέσα στο κοιλιακό κέρασ του νωτιαίου μυελού και στους κινητικούς πυρήνες του εγκεφαλικού στελέχους. Μια διατομή του νωτιαίου μυελού αποκαλύπτει τις θέσεις των στηλών του κινητικού νευρώνα στο κοιλιακό κέρασ (Εικόνα 10.2). Κάθε κινητικός νευρώνας νευρώνει μια κινητική μονάδα που μπορεί να αποτελείται από οτιδήποτε μεταξύ έξι και 2000 σκελετικών μυϊκών ινών. Οι κινητικοί νευρώνες έχουν μακρούς δενδρίτες πάνω στους οποίους λαμβάνουν πολλές συναπτικές συνδέσεις, όπου συμπεριλαμβάνονται οι προσαγωγές από ενδονευρώνες και ιδιοδεκτικοί υποδοχείς καθώς και από κατιούσες ίνες από ανώτερα επίπεδα του ΚΝΣ. Οι άξονες των α-κινητικών νευρώνων συγκεντρώνονται σε δέσμες που αφήνουν το κοιλιακό κέρασ και διέρχονται από την κοιλιακή λευκή ουσία του νωτιαίου μυελού πριν εισέλθουν στην κοιλιακή ρίζα. Μερικοί άξονες αποστέλλουν κλάδους που επιστρέφουν στο μυελό και κάνουν διεγερτική συναπτική επαφή με μικρούς ενδονευρώνες που ονομάζονται **κύτταρα Renshaw**. Αυτά τα κύτταρα με τη σειρά τους έχουν βραχείς άξονες που συνάπτονται με τη δεξαμενή των κινητικών νευρώνων από την οποία διεγείρονται. Οι συνάψεις αυτές είναι ανασταλτικές και επιφέρουν παλίνδρομη, ή ανατροφοδοτούμενη, αναστολή.

Οι κινητικοί νευρώνες του κοιλιακού κέρατος έχουν οργανωμένη τοπογραφική διάταξη: οι κινητικοί νευρώνες που τροφο-



Εικόνα 10.2 Εγκάρσια τομή της οσφυϊκής περιοχής του ανθρώπινου νωτιαίου μυελού. Η τομή έχει χρωματιστεί με μια βασική χρωστική για δείξει τους νευρώνες (ουσία Nissl). Οι κινητικοί νευρώνες βρίσκονται στο πρόσθιο (κοιλιακό) κέρασ και φαίνεται να ομαδοποιούνται σε διακριτούς πληθυσμούς. Στην πραγματικότητα οι συστάδες (που υποδεικνύονται με τα διακεκομμένα περιγράμματα) αντικατοπτρίζουν την οργάνωση σε στήλες των κινητικών νευρώνων. Ένα θαύσμα ενός ραχιαίου ριζιδίου είναι ορατό πάνω δεξιά σε αυτή την τομή.

δοτούν τους μύες του κορμού είναι που βρίσκονται στο έσω κοιλιακό κέρασ, ενώ εκείνοι που τροφοδοτούν τις πιο περιφερικές μυϊκές ομάδες τείνουν να βρίσκονται πιο πλευρικά, όπως φαίνεται στο Εικόνα 10.3. Οι μύες που κάμπτουν τα άκρα (**καμπτήρες**) [flexors] βρίσκονται υπό τον έλεγχο των νευρώνων που εντοπίζονται ραχιαία αυτών που ελέγχουν τους μύες που τα εκτείνουν (**εκτείνοντες**) [extensors].

Ο νωτιαίος μυελός δέχεται προσαγωγό είσοδο από ιδιοδεκτικούς υποδοχείς στους μύες και τις αρθρώσεις

Για να διεκπεραιώνονται οι κινήσεις με τον κατάλληλο τρόπο, είναι απαραίτητη η ολοκλήρωση των αισθητικών και κινητικών πληροφοριών. Όλες οι νευρικές δομές που εμπλέκονται στην εκτέλεση των κινήσεων ενημερώνονται συνεχώς για τη θέση του σώματος και για την πρόοδο των κινήσεων από αισθητικούς υποδοχείς εντός των μυών και των αρθρώσεων. Αυτοί παρέχουν πληροφορίες που αφορούν τη θέση των άκρων και των κινήσεών τους τόσο σε σχέση του ενός με το άλλο όσο και με το περιβάλλον. Αυτοί οι υποδοχείς ονομάζονται **ιδιοδεκτι-**

κοί υποδοχείς και οι πληροφορίες που παρέχουν χρησιμοποιούνται για τον έλεγχο του μήκους των μυών και της στάσης του σώματος (όπως αναλύεται στην παρούσα ενότητα και στην Ενότητα 10.8)

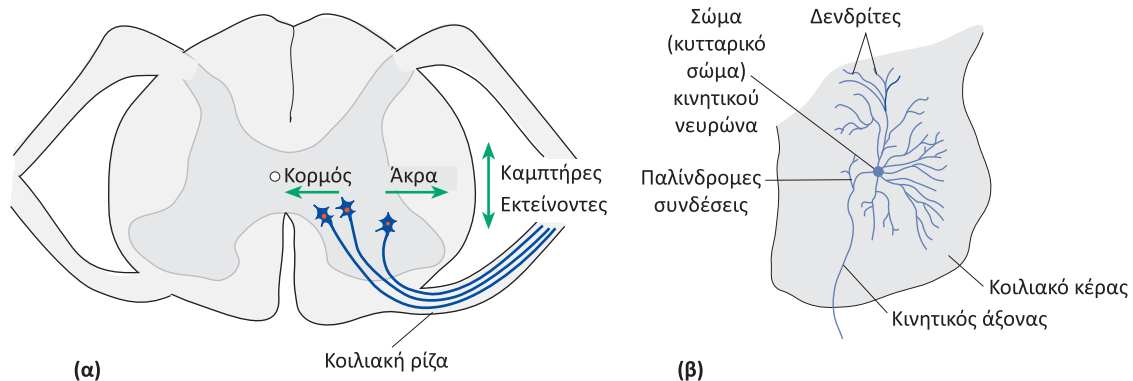
Οι κυριότεροι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς είναι οι **μυϊκές άτρακτοι** (muscle spindles) και τα **τενόντια όργανα Golgi** (Golgi tendon organs). Και τα δύο παρέχουν πληροφορίες σχετικές με την κατάσταση του μυϊκού συστήματος. Οι μυϊκές άτρακτοι βρίσκονται παράλληλα με τις σκελετικές μυϊκές ίνες εντός των επιμέρους μυών. Συνεπώς, μπορούν να ανταποκρίνονται τόσο στο μυϊκό μήκος όσο και στον ρυθμό μεταβολής του. Αντίθετα τα τενόντια όργανα Golgi βρίσκονται εντός των τενόντων και βρίσκονται σε σειρά με τα συσταλά στοιχεία του μυός. Είναι ευαίσθητα στη δύναμη που παράγεται μέσα στο μυ κατά τη διάρκεια της συστολής.

Μυϊκές άτρακτοι

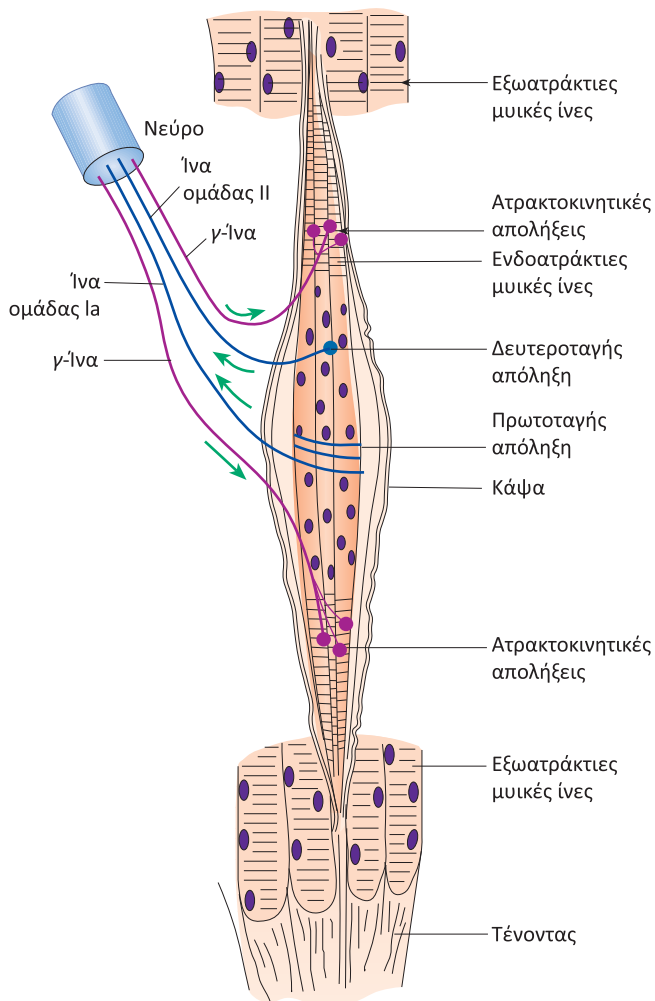
Αν και βρίσκονται σε όλους τους ανθρώπινους σκελετικούς μύες, οι μυϊκές άτρακτοι είναι ιδιαίτερα πολυάριθμες σε εκείνους τους μύες που είναι υπεύθυνοι για τον έλεγχο της λεπτής κινητικότητας, ειδικά των ματιών, του λαιμού και των χεριών. Κάθε άτρακτος αποτελείται από μια μικρή δέσμη 2 έως 12 λεπτών μυϊκών ινών που περικλείονται μέσα σε μια θήκη συνδετικού ιστού μήκους περίπου 1,5 mm με μέγιστη διάμετρο περίπου 0,5 mm. Νευρώνονται τόσο από κινητικές (απαγωγές) όσο και από αισθητικές (προσαγωγές) νευρικές ίνες (βλ. Εικόνα 10.4). Οι μυϊκές ίνες των μυϊκών ατράκτων ονομάζονται **ενδοατράκτιες ίνες** (intrafusal fibres), ενώ αυτές του κύριου σώματος του μυός είναι οι **εξωατράκτιες ίνες** (extrafusal fibres).

Υπάρχουν δύο διαφορετικοί τύποι ενδοατράκτιων ινών: οι ίνες με πυρηνικό ασκό και οι ίνες με πυρηνική αλυσίδα, που ονομάζονται έτσι λόγω της διάταξης των πυρήνων τους, οι οποίοι φαίνονται διαγραμματικά στην Εικόνα 10.5. Οι ίνες με πυρηνικό ασκό έχουν μία συστάδα πυρήνων κοντά στο μέσο του μήκους τους. Οι ίνες με πυρηνική αλυσίδα είναι μικρότερες και έχουν μία μόνο σειρά πυρήνων κοντά στο μέσο τους. Οι κεντρικές περιοχές τόσο των ινών με πυρηνικό ασκό όσο και των ινών με αλυσίδα δεν περιέχουν μυοϊνίδια και είναι τα πιο ελαστικά μέρη των ινών, έτσι ώστε αυτή η κεντρική περιοχή να τεντώνεται κατά προτίμηση όταν διατείνεται η μυϊκή άτρακτος. Αυτή η κεντρική περιοχή νευρώνεται από προσαγωγές ίνες που είναι ευαίσθητες στη διάταση.

Οι προσαγωγές ίνες των μυϊκών ατράκτων είναι δύο τύπων. Κάθε άτρακτος λαμβάνει ίνες από μία πρωτοταγή προσαγωγό



Εικόνα 10.3 (α) Εγκάρσια τομή του νωτιαίου μυελού. Υποδεικνύεται ο εντοπισμός των κινητικών νευρώνων που αντιστοιχούν σε διάφορες ομάδες μυών, με τους καμπτήρες να αντιπροσωπεύονται πιο ραχιαία και τους εκτείνοντες να αντιπροσωπεύονται κοιλιακά εντός του μυελού. Οι μύες του κορμού αντιπροσωπεύονται στο μέσο και τα άκρα πλευρικά. **(β)** Σχέδιο α-κινητικού νευρώνα στο κοιλιακό κέρασ του νωτιαίου μυελού, που απεικονίζει το περίτεχνο δενδριτικό πεδίο του. Αν και δεν φαίνεται σε αυτό το διάγραμμα, πολλές συναπτικές συνδέσεις γίνονται με αυτούς τους δενδρίτες.



Εικόνα 10.4 Βασική οργάνωση μιας μυϊκής ατράκτου. Αυτές βρίσκονται παράλληλα με τις εξωατράκτιες μυϊκές ίνες και επομένως είναι προσαρμοσμένες να παρακολουθούν το μήκος των μυών παρά την διάταση των μυών. Προσέξτε ότι κάθε μυϊκή ατράκτος νευρώνεται τόσο από κινητικές (γ-απαγωγές ίνες) όσο και από αισθητικές νευρικές ίνες, οι οποίες δείχνονται με φούξια και μπλε αντίστοιχα.

(ίνες της ομάδας Ia). Αυτές ελίσσονται γύρω από το μεσαίο τμήμα τόσο των ινών με πυρηνικό ασκό όσο και των ινών με πυρηνική αλυσίδα σχηματίζοντας τις λεγόμενες **δακτυλιοειδείς/σπειροειδείς απολήξεις** [annulospiral endings] (γνωστές και ως πρωτογενείς αισθητικές απολήξεις). Πολλές μυϊκές ατράκτοι νευρώνονται επίσης από μία ή περισσότερες προσαγωγές ίνες της ομάδας II (βλ. Κεφάλαιο 7 για την ταξινόμηση των νευρικών ινών). Τερματίζουν πιο περιφερειακά από τις πρωτεύουσες απολήξεις, σχεδόν αποκλειστικά στις ίνες με πυρηνική αλυσίδα. Είναι γνωστές ως **κραμβοειδείς απολήξεις** (flower-spray λόγω της πολλαπλής διακλαδισμένης φύσης τους (και ονομάζονται επίσης δευτερεύουσες αισθητικές απολήξεις).

Οι δύο τύποι προσαγωγών νευρικών απολήξεων ανταποκρίνονται στη διάταση των μυών με διαφορετικούς τρόπους. Ο ρυθμός πυροδότησης και των δύο τύπων είναι ανάλογος του βαθμού διάτασης της μυϊκής ατράκτου ανά πάσα στιγμή. Αν και οι πρωτοταγείς (Ia) ίνες ανταποκρίνονται αναλογικά με τον βαθμό διάτασης, είναι πολύ πιο ευαίσθητες σε ταχείες αλλαγές στο μήκος των μυών και, για το λόγο αυτό, ταξινομούνται ως ταχέως προσαρμοζόμενες ή δυναμικές απολήξεις. Οι δευτερεύουσες απολήξεις δεν προσαρμόζονται και λέγεται ότι είναι στατικές απολήξεις. Η διαφορετική φύση των αποκρίσεων στη διάταση των πρωτεύουσών και δευτερευουσών απολήξεων απεικονίζεται στην Εικόνα 10.6.

Οι κινητικοί νευρώνες που νευρώνουν τις ενδοατράκτιες ίνες είναι γνωστοί ως **κινητικοί νευρώνες γάμμα** (γ-κινητικοί νευρώνες) [gamma motoneurons] για να τους διακρίνουν από τους μεγάλους α-κινητικούς νευρώνες, οι οποίοι νευρώνουν τις εξωατράκτιες ίνες. Τα κυτταρικά σώματα των γάμμα κινητικών νευρώνων βρίσκονται στο κοιλιακό κέρασμα του νωτιαίου μυελού και οι άξονές τους, οι οποίοι είναι επίσης γνωστοί ως **ατρακτοκινητικές ίνες** (ή ως γ-απαγωγείς), εγκαταλείπουν τον νωτιαίο μυελό μέσω των κοιλιακών ριζών. Οι ατρακτοκινητικές ίνες είναι μυελινομένες και έχουν διαμέτρους στο εύρος 3–6 μm με ταχύτητες αγωγής 15–30 m s⁻¹. Οι α-κινητικοί νευρώνες έχουν μυελινομένες ίνες μεγάλης διαμέτρου που κυμαίνονται σε μέγεθος μεταξύ 15 και 20 μm και έχουν ταχύτητες αγωγής 70–120 m s⁻¹ (βλ. Πίνακα 7.1).

Μέσα σε έναν μυ, οι ατρακτοκινητικές ίνες διακλαδίζονται για να τροφοδοτήσουν αρκετές μυϊκές ατράκτους, και μέσα σε αυτές διακλαδίζονται περαιτέρω προς παροχή αρκετών ενδοατράκτιων ινών. Οι γ-κινητικοί νευρώνες νευρώνουν τις συσταλτές περιοχές τόσο των ινών με πυρηνική αλυσίδα όσο και των ινών με πυρηνικό ασκό για να επιφέρουν συστολή των περιφερειακών περιοχών των μυϊκών ατράκτων. Σημειώστε, ωστόσο, ότι η συστολή των ενδοατράκτιων ινών είναι πολύ αδύναμη για να επηρεάσει τις κινήσεις του μυός στο σύνολο του· μάλλον, η τάση στις ενδοατράκτιες ίνες καθορίζει τόσο το εύρος λειτουργίας όσο και την ευαισθησία της ατράκτου. Όταν οι ενδοατράκτιες ίνες συστέλλονται ως απόκριση σε ατρακτοκινητική διέγερση, οι αισθητικές τους απολήξεις διεγείρονται από τη διάταση. Η διέγερση των Ia ινών που προκύπτει υπερτίθεται στην πυροδότηση που προκύπτει από τον βαθμό διάτασης που επιβάλλεται από τις εξωατράκτιες μυϊκές ίνες.

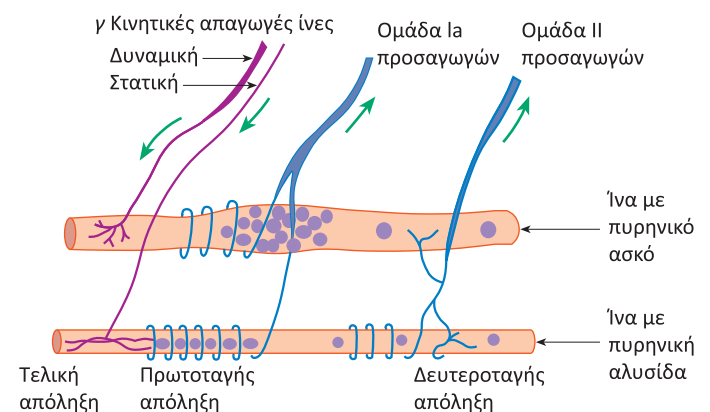
Συνοψίζοντας, οι μυϊκές ατράκτοι μπορούν να διεγερθούν με δύο τρόπους:

1. με διάταση ολόκληρου του σκελετικού μύος· ή
2. προκαλώντας τη συστολή των ενδοατράκτιων ινών ενώ οι εξωατράκτιες μυϊκές ίνες παραμένουν στο ίδιο μήκος.

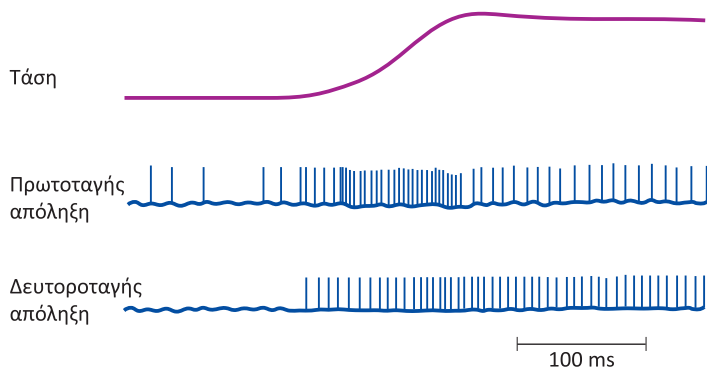
Και στις δύο περιπτώσεις, η διάταση μιας μυϊκής ατράκτου θα αυξήσει το ρυθμό εκφόρτισης των προσαγωγών νευρικών ινών της ομάδας Ia και της ομάδας II στις οποίες είναι συνδεδεμένη.

Τενόντια όργανα Golgi

Τα τενόντια όργανα Golgi είναι μηχανοϋποδοχείς που βρί-



Εικόνα 10.5 Ίνα με πυρηνικό ασκό και ίνα με πυρηνική αλυσίδα μιας μυϊκής ατράκτου, με τις αισθητικές και κινητικές νευρικές παροχές τους. Προσέξτε τις διαφορετικές θέσεις των δακτυλιοειδών (πρωτοταγών) και των κραμβοειδών (δευτερευουσών) αισθητηριακών απολήξεων, οι οποίες συνδέονται με τις προσαγωγές ίνες της ομάδας I και της ομάδας II αντίστοιχα.



Εικόνα 10.6 Αποκρίσεις πρωτοταγών (Ia) και δευροταγών (II) προσαγωγών ινών της μυϊκής ατράκτου στη μυϊκή διάταση. Προσέξτε την πολύ έντονη περίοδο δραστηριότητας της πρωτοταγούς απόληξης κατά τη διάρκεια της διάτασης (το δυναμικό στοιχείο της απόκρισης). Η απόκριση της δευροταγούς απόληξης αντανακλά τη διατηρούμενη αύξηση της μυϊκής τάσης. (Ξανασχεδιασμένο από το Σχήμα 1 στο A. Crowe και P.B.C. Matthews (1964) *Journal of Physiology* 174, 109-31.)

σκονται μέσα στους τένοντες των μυών αμέσως μετά από την σύνδεσή τους με τις μυϊκές ίνες (βλ. Εικόνα 10.7). Περίπου 10 ή 15 μυϊκές ίνες από πολλές διαφορετικές κινητικές μονάδες συνήθως συνδέονται σε σειρά σε κάθε τενόντιο όργανο Golgi, το οποίο ανταποκρίνεται στην τάση που παράγεται από αυτή τη δέσμη ινών παρά σε αυτήν που παράγεται από ολόκληρο τον μυ. Οι ώσεις μεταφέρονται από τα τενόντια όργανα στο κεντρικό νευρικό σύστημα (ιδιαίτερα τον νωτιαίο μυελό και την παρεγκεφαλίδα) από προσαγωγές ίνες της ομάδας Ib.

Σύνοψη

Οι κινητικοί νευρώνες βρίσκονται στο κοιλιακό κέρασ του νωτιαίου μυελού και οι άξονές τους νευρώνουν τις σκελετικές μυϊκές ίνες. Οι κινητικοί νευρώνες λαμβάνουν πολυάριθμες συναπτικές συνδέσεις από ιδιοδεκτικούς υποδοχείς και από ανώτερα επίπεδα του ΚΝΣ.

Οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς είναι μηχανικοϋποδοχείς που βρίσκονται εντός των μυών και των αρθρώσεων. Παρέχουν στο ΚΝΣ πληροφορίες σχετικά με το μήκος, τη θέση και την τάση των μυών (δύναμη). Οι μυϊκές άτρακτοι νευρώνονται από γ-κινητικούς νευρώνες και από προσαγωγές ίνες. Οι προσαγωγές ίνες τους αποκρίνονται στη μυϊκή διάταση, ενώ η δραστηριότητα των γ-απαγωγών ρυθμίζει την ευαισθησία των ατράκτων. Τα τενόντια όργανα Golgi ανταποκρίνονται στο μέγεθος της τάσης μέσα στον μυ.

10.4 Αντανακλαστική δράση και αντανακλαστικά τόξα

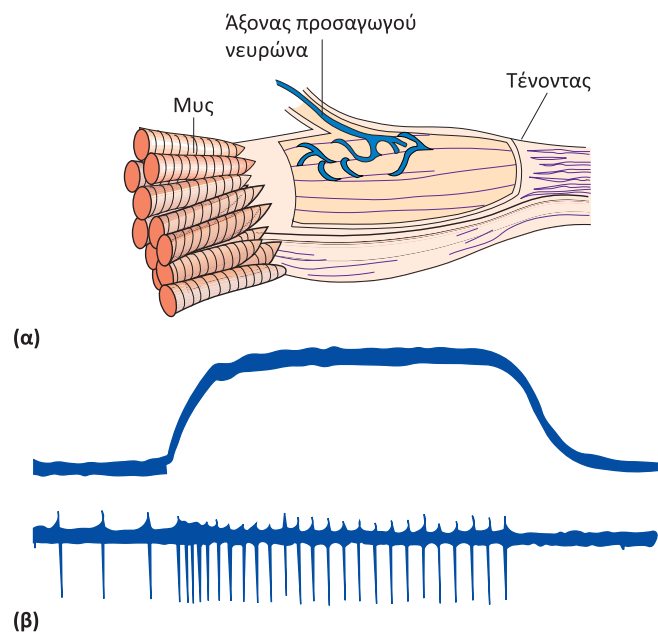
Τα αντανακλαστικά αντιπροσωπεύουν την απλούστερη μορφή κινητικής δραστηριότητας που παράγεται από το νευρικό σύστημα. Λέγεται ότι οι νευρώνες που ελέγχουν ένα δεδομένο αντανακλαστικό σχηματίζουν ένα **αντανακλαστικό τόξο** (reflex arc), το οποίο πρέπει να περιλαμβάνει τουλάχιστον δύο νευρώνες: έναν **προσαγωγό** (afferent) ή **αισθητικό** (sensory) νευρώνα και έναν **απαγωγό** (efferent) ή **κινητικό** (motor) νευρώνα. Η προσαγωγός ίνα μεταφέρει πληροφορίες από έναν υποδοχέα προς το κεντρικό νευρικό σύστημα, ενώ η απαγωγός ίνα μεταδίδει νευρικές ώσεις από το κεντρικό νευρικό σύστημα σε έναν τελεστή (συνήθως έναν μυ ή μια ομάδα μυών). Η καθυστέρηση ενός αντανακλαστικού αναφέρεται στο χρόνο μεταξύ του ερεθίσματος και της απόκρισης. Τα αντανακλαστι-

κά μπορεί (και συχνά συμβαίνει) να υπόκεινται σε τροποποίηση από δραστηριότητα που προκύπτει στο ανώτερα κέντρα του κεντρικού νευρικού συστήματος.

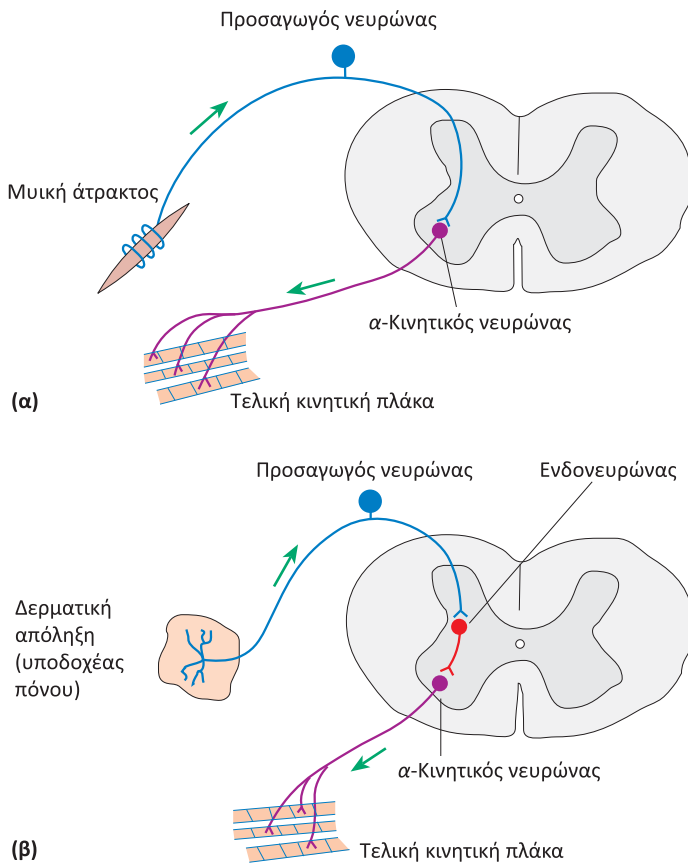
Στο απλούστερο αντανακλαστικό τόξο, υπάρχουν δύο νευρώνες και μόνο μια σύναψη. Τέτοια αντανακλαστικά είναι επομένως γνωστά ως **μονοσυναπτικά αντανακλαστικά** (monosynaptic reflexes). Άλλα αντανακλαστικά τόξα έχουν έναν ή περισσότερους νευρώνες που παρεμβάλλονται μεταξύ των προσαγωγών και των απαγωγών νευρώνων. Αυτοί οι νευρώνες είναι που ονομάζονται **ενδονευρώνες** (interneurons) ή διάμεσοι νευρώνες. Εάν υπάρχει ένας ενδονευρώνας, το αντανακλαστικό τόξο θα έχει δύο συναπτικούς αναμεταδότες και το αντανακλαστικό ονομάζεται **δισυναπτικό αντανακλαστικό** (disynaptic reflex). Εάν υπάρχουν δύο ενδονευρώνες, θα υπάρχουν τρεις συναπτικοί αναμεταδότες έτσι ώστε το σχετικό αντανακλαστικό θα είναι τρισυναπτικό. Εάν εμπλέκονται πολλοί ενδονευρώνες, το αντανακλαστικό θα ονομάζεται **πολυσυναπτικό αντανακλαστικό** (polysynaptic reflex). Παραδείγματα είναι το αντανακλαστικό διάτασης (μονοσυναπτικό), το αντανακλαστικό απόσυρσης (δισυναπτικό) και το αντανακλαστικό ξυσίματος (πολυσυναπτικό).

Η εκτίναξη του ποδιού είναι ένα παράδειγμα αντανακλαστικού δυναμικής διάτασης

Ένα κλασικό παράδειγμα αντανακλαστικού διάτασης (γνωστό και ως μυοστατικό αντανακλαστικό) είναι η **αντανακλαστική εκτίναξη του ποδιού** (knee-jerk reflex) ή το **αντανακλαστικό επίκρουση τένοντα** (tendon-tap reflex), το οποίο χρησιμοποιείται συστηματικά στην κλινική νευροφυσιολογία ως εργαλείο για τη διάγνωση ορισμένων νευρολογικών καταστάσεων. Γίγγλυμες (γωνιώδεις) αρθρώσεις όπως το γόνατο και ο αστράγαλος εκτείνονται και κάμπτονται από τους εκτείνοντες και τους κάμπτήρες μύες, που δρουν με ανταγωνιστικό τρόπο.



Εικόνα 10.7 Το τενόντιο όργανο Golgi. Το (α) δείχνει τη βασική οργάνωση ενός τενόντιου οργάνου Golgi. Το (β) απεικονίζει την απόκριση ενός τενόντιου οργάνου Golgi στην τάση του μυός. Η άνω εικόνα δείχνει την τάση στον μυ στον οποίο είναι συνδεδεμένο το τενόντιο όργανο και η κάτω εικόνα δείχνει το μοτίβο πυροδότησης στην ίνα Ib που τροφοδοτεί τον υποδοχέα. Σημειώστε ότι το τενόντιο όργανο Golgi βρίσκεται σε σειρά με τον μυ και έτσι είναι προσαρμοσμένο να παρακολουθεί την τάση του μυ. (Ξανασχεδιασμένο από τα δεδομένα των Houk και Henneman.)



Εικόνα 10.8 (α) Διαγραμματική αναπαράσταση του τόξου του αντανακλαστικού τάσης. Προσέξτε ότι αυτό το αντανακλαστικό τόξο περιλαμβάνει μόνο δύο νευρώνες και μια σύναψη. Είναι λοιπόν ένα μονοσυναπτικό αντανακλαστικό. Η αντανακλαστική εκτίναξη του ποδιού είναι χαρακτηριστικό παράδειγμα. (β) Διαγραμματική αναπαράσταση του βασικού τόξου του αντανακλαστικού κάμπτηρα (απόσυρσης). Σε αυτή την περίπτωση, το βασικό τόξο είναι δισυναπτικό με τρεις νευρώνες και δύο συνάψεις. Αυτό το αντανακλαστικό έχει προστατευτικό ρόλο.

Μία κοινή επίκρουση που εφαρμόζεται στον επιγονατιδικό τένοντα διατείνει τον τετρακέφαλο μυ. Η διάταση διεγείρει τους «δυναμικούς» υποδοχείς των πυρηνικών ασκών των μυϊκών ατράκτων. Ως αποτέλεσμα, υπάρχει αύξηση του ρυθμού πυροδότησης των προσαγωγών της ομάδας Ia των μυϊκών ατράκτων εντός του τετρακέφαλου. Αυτή η αύξηση ενημερώνει τον νωτιαίο μυελό ότι ο τετρακέφαλος μυς έχει διαταθεί. Οι προσαγωγές ίνες διακλαδίζονται καθώς εισέρχονται στον νωτιαίο μυελό. Μερικοί από αυτούς νευρικούς κλάδους εισέρχονται στη φαιά ουσία του μυελού και κάνουν μονοσυναπτική επαφή με τους α-κινητικούς νευρώνες που τροφοδοτούν τον τετρακέφαλο μυ, με αποτέλεσμα να εκφορτίζονται συγχρονισμένα. Η προκύπτουσα σύσπαση αυτού του μυός εκτείνει απότομα προς το κατώτερο πόδι (εξ ου και το όνομα αντανακλαστική εκτίναξη του ποδιού). Παράπλευροι κλάδοι των Ia ινών κάνουν συναπτική επαφή με ανασταλτικούς ενδονευρώνες, που με τη σειρά τους αναστέλλουν τους ανταγωνιστικούς (κάμπτηρες) μύες της άρθρωσης του γόνατος.

Το μυοστατικό αντανακλαστικό τόξο απεικονίζεται διαγραμματικά στην Εικόνα 10.8α. Είναι ένα πολύ γρήγορο (δηλαδή μικρή καθυστέρηση) αντανακλαστικό που χάνεται εάν συμβεί βλάβη στις κάτω οσφυϊκές ραχιαίες ρίζες του νωτιαίου μυελού από τις οποίες περνούν οι προσαγωγοί από τον τετρακέφαλο. Ένα παρόμοιο αντανακλαστικό εμφανίζεται όταν χτυπηθεί ο Αχιλλεύς τένοντας (το αντανακλαστικό εκτίναξης του αστραγάλου). Σε αυτή την περίπτωση, υπάρχει πελματιαία κάμψη του ποδιού που παράγεται από σύσπαση του γαστροκνήμιου μυός.

Τονικό αντανακλαστικό διάτασης

Αυτό το αντανακλαστικό συμβάλλει στον μυϊκό τόνο και βοηθά στη διατήρηση της στάσης του σώματος. Ακόμη και όταν το μήκος ενός μυός διατηρείται περισσότερο ή λιγότερο σταθερό, οι μυϊκές άτρακτοι συνεχίζουν να μεταδίδουν πληροφορίες στον νωτιαίο μυελό. Όταν στέκεστε όρθιοι, για παράδειγμα, η παραμικρή κάμψη της άρθρωσης του γόνατος θα τεντώσει τον τετρακέφαλο μυ και θα αυξήσει τη δραστηριότητα στις πρωτοταγείς απολήξεις της μυϊκής ατράκτου. Αυτό θα έχει ως αποτέλεσμα τη διέγερση των α-κινητικών νευρώνων που τροφοδοτούν τον τετρακέφαλο. Ο τόνος του μυός θα αυξηθεί και θα εξουδετερώσει την κάμψη έτσι ώστε η στάση να διατηρείται. Το αντίστροφο θα συμβεί όταν υπάρχει υπερβολική σύσπαση του μυός. Το τονικό αντανακλαστικό διάτασης επομένως βοηθά στη σταθεροποίηση του μήκους ενός μυ όταν βρίσκεται υπό συνεχή φόρτιση.

Το αντανακλαστικό κάμψης

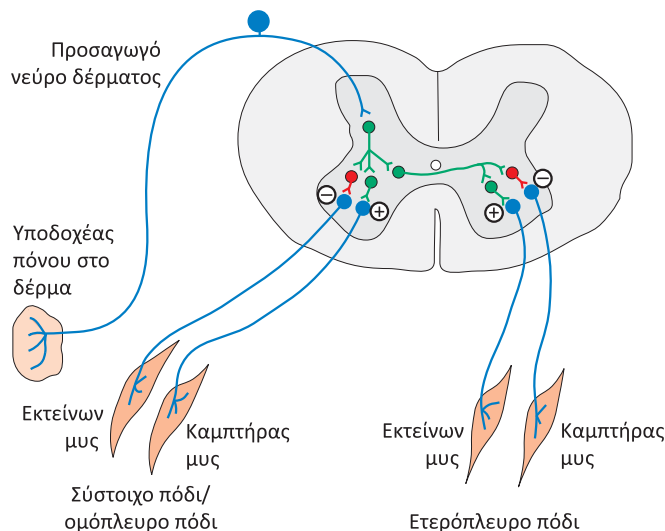
Σε αυτό το προστατευτικό αντανακλαστικό, ένα άκρο αποσύρεται γρήγορα από ένα απειλητικό ή επιβλαβές ερέθισμα. Είναι πιο περίπλοκο από το αντανακλαστικό διάτασης και συνήθως περιλαμβάνει μεγάλο αριθμό ενδονευρώνων και ιδιοδεκτικών-νωτιαίων συνδέσεων που προκύπτουν από πολλά τμήματα του νωτιαίου μυελού. Η απόσυρση μπορεί να προκληθεί από επιβλαβή ερεθίσματα που εφαρμόζονται σε μεγάλη περιοχή του δέρματος ή σε εν τω βάθει ιστούς (μύες, αρθρώσεις και σπλάχνα) παρά από έναν μόνο μυ όπως στο αντανακλαστικό διάτασης. Οι υπεύθυνοι αισθητηριακοί υποδοχείς ονομάζονται **αλγούποδοχείς** (nociceptors) (βλ. Κεφάλαια 12 και 13) και προκαλούν τις προσαγωγές ώσεις που είναι υπεύθυνες για το αντανακλαστικό κάμψης.

Για να επιτευχθεί απόσυρση ενός άκρου, οι κάμπτηρες μύες ενός ή περισσότερων αρθρώσεων στο άκρο πρέπει να συστέλλονται ενώ οι εκτεινόντες μύες να χαλαρώνουν. Οι προσαγωγές ριπές ώσεων προκαλούν την ενεργοποίηση, από διεγερτικούς ενδονευρώνες, των α-κινητικών νευρώνων που τροφοδοτούν τους κάμπτηρες μύες στο άκρο που επηρεάστηκε. Την ίδια στιγμή, οι προσαγωγές ριπές ώσεων ενεργοποιούν τους ενδονευρώνες, οι οποίοι αναστέλλουν τους α-κινητικούς νευρώνες που τροφοδοτούν τους εκτεινόντες μύες. Η διέγερση των κάμπτηρων κινητικών νευρώνων σε συνδυασμό με αναστολή των εκτεινόντων κινητικών νευρώνων είναι γνωστή ως **αμοιβαία αναστολή** (reciprocal inhibition).

Η συναπτική οργάνωση του αντανακλαστικού κάμψης απεικονίζεται στην Εικόνα 10.8β. Όπως δείχνει η εικόνα, το βασικό αντανακλαστικό είναι δισυναπτικό, αλλά σε μια ισχυρή αντίδραση απόσυρσης είναι πιθανό ότι πολλά τμήματα του νωτιαίου μυελού θα εμπλέκονταν και ότι όλες οι κύριες αρθρώσεις του άκρου θα παρουσιάσουν κίνηση. Το αντανακλαστικό κάμψης έχει μεγαλύτερη καθυστέρηση από το αντανακλαστικό διάτασης γιατί προκύπτει από ένα δισυναπτικό τόξο. Είναι επίσης μη γραμμικό, στο βαθμό που ένα αδύναμο ερέθισμα δεν θα προκαλέσει καμία απόκριση, ενώ παρατηρείται ισχυρή απόσυρση όταν το ερέθισμα φτάσει σε ένα ορισμένο επίπεδο έντασης.

Το χιαστό αντανακλαστικό εκτεινόντων

Διέγερση του αντανακλαστικού κάμψης (βλ. προηγούμενη υποενότητα) συχνά προκαλεί έκταση του ετερόπλευρου άκρου περίπου 250 ms αργότερα. Αυτό το χιαστό αντανακλαστικό έκτασης βοηθά στη διατήρηση της στάσης και ισορρο-



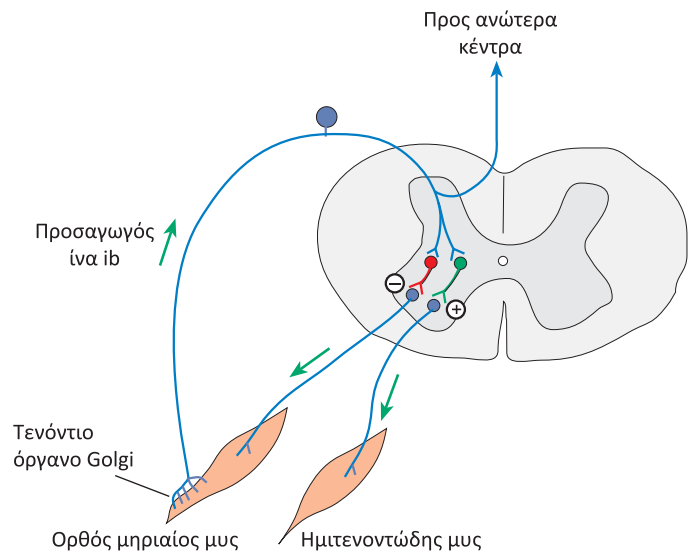
Εικόνα 10.9 Οι νευρικές οδοί που συμμετέχουν σε ένα χιαστό αντανακλαστικό τόξο έκτασης. Πολλοί νευρώνες και συνάψεις εμπλέκονται σε αυτό το αντανακλαστικό, το οποίο επομένως είναι πολυσυναπτικό. Όταν ενεργοποιείται ο υποδοχέας του πόνου στο δέρμα, το άκρο στην ίδια (ομόπλευρη) πλευρά αποσύρεται (ενεργοποιούνται οι καμπτήρες του). Οι ενδονευρώνες στέλνουν ώσεις για να αναστείλουν τους καμπτήρες κινητικούς νευρώνες του ετερόπλευρου άκρου και, στην περίπτωση των ποδιών, οι κινητικοί νευρώνες των ετερόπλευρων εκτεινόντων ενεργοποιούνται για να σταθεροποιήσουν τη στάση. (- υποδηλώνει συναπτική αναστολή και + συναπτική διέγερση.)

πίας. Η μεγάλη καθυστέρηση μεταξύ κάμψης και ετερόπλευρης έκτασης αντιπροσωπεύει το χρόνο που απαιτείται για τη στρατολόγηση των ενδονευρώνων. Το αντανακλαστικό τόξο για χιαστή έκταση απεικονίζεται στην Εικόνα 10.9.

Το τενόντιο αντανακλαστικό Golgi

Αυτό το αντανακλαστικό, το οποίο είναι επίσης γνωστό ως το **αντίστροφο μυοτατικό αντανακλαστικό** (inverse myotatic reflex), ενεργοποιείται από φορτίο στα τενόντια όργανα Golgi. Συμπληρώνει το τονικό αντανακλαστικό διάτασης και συμβάλει στη διατήρηση της στάσης του σώματος. Η οργάνωσή του απεικονίζεται για την άρθρωση του γόνατος στην Εικόνα 10.10. Σε αυτό το παράδειγμα, το όργανο του τένοντα βρίσκεται στον τένοντα του ορθού μηριαίου μυ και η προσαγωγός ίνα του διακλαδίζεται καθώς εισέρχεται στο νωτιαίο μυελό. Ένα μέρος των κλάδων διεγείρει τους ενδονευρώνες που αναστέλλουν την εκφόρτιση των α-κινητικών νευρώνων που τροφοδοτούν τον ορθό μηριαίο μυ, ενώ μια άλλη ομάδα ενεργοποιεί τους ενδονευρώνες που διεγείρουν τη δραστηριότητα στους α-κινητικούς νευρώνες που νευρώνουν τους ανταγωνιστές ημιτενοντώδεις (στον οπίσθιο μηρό) μύες.

Πώς λειτουργεί αυτό το αντανακλαστικό για τη διατήρηση της στάσης του σώματος; Κατά τη διάρκεια διατήρησης μιας ειλημμένης στάσης, όπως η ορθοστασία, ο ορθός μηριαίος μυς θα αρχίσει να κουράζεται. Καθώς συμβαίνει αυτό, η δύναμη στον επιγονατιδικό τένοντα, που παρακολουθείται από τα τενόντια όργανα Golgi, θα μειωθεί. Ως αποτέλεσμα, η δραστηριότητα στις προσαγωγές ίνες Ib θα μειωθεί και η φυσιολογική αναστολή των κινητικών νευρώνων που τροφοδοτούν τον ορθό μηριαίο θα αρθεί. Κατά συνέπεια, ο μυς θα διεγερθεί ώστε να συστέλλεται πιο έντονα, αυξάνοντας έτσι τη δύναμη στον επιγονατιδικό τένοντα άλλη μια φορά.



Εικόνα 10.10 Διαγραμματική αναπαράσταση του αντανακλαστικού τόξου του τενόντιου οργάνου Golgi. Δείχνει τη συναπτική βάση της αμοιβαίας αναστολής, η οποία φαίνεται επίσης στο χιαστό αντανακλαστικό εκτεινόντων που απεικονίζεται στην Εικόνα 10.9. Οι κινητικοί νευρώνες που ελέγχουν τον ημιτενοντώδη μυ ενεργοποιούνται, ενώ αυτοί του ορθού μηριαίου μύς αναστέλλονται. (- δηλώνει συναπτική αναστολή και + συναπτική διέγερση.)

Σύνοψη

Οι νευρώνες που συμμετέχουν σε ένα αντανακλαστικό σχηματίζουν ένα αντανακλαστικό τόξο. Αυτό περιλαμβάνει έναν υποδοχέα, έναν προσαγωγό νευρώνα που συνάπτεται στο ΚΝΣ και έναν απαγωγό νευρώνα που στέλνει μια νευρική ίνα σε έναν τελεστή. Μεταξύ των προσαγωγών και των απαγωγών νευρώνων μπορεί να υπάρχουν ενδονευρώνες. Ο αριθμός των συνάψεων σε ένα αντανακλαστικό τόξο χρησιμοποιείται για να ορίσει το αντανακλαστικό ως μονοσυναπτικό, δυσυναπτικό ή πολυσυναπτικό.

Τα απλούστερα αντανακλαστικά είναι τα μονοσυναπτικά αντανακλαστικά διάτασης όπως το αντανακλαστικό επίκρουσης τένοντα (αντανακλαστική εκτίναξη ποδιού). Εδώ, η διάταση ενός μύος διεγείρει τις προσαγωγές ίνες της μυϊκής ατράκτου. Αυτές διεγείρουν τους α-κινητικούς νευρώνες που τροφοδοτούν αυτόν τον μυ και προκαλούν τη σύσπασή του. Τα αντανακλαστικά διάτασης παίζουν σημαντικό ρόλο στον έλεγχο της στάσης του σώματος.

Τα προστατευτικά αντανακλαστικά κάμψης (απόσυρσης) προκαλούνται από επιβλαβή ερεθίσματα. Το αντανακλαστικό τους τόξο διαθέτει τουλάχιστον έναν ενδιάμεσο νευρώνα, επομένως το πιο βασικό αντανακλαστικό κάμψης είναι το δυσυναπτικό. Η αμοιβαία αναστολή διασφαλίζει ότι οι εκτεινόντες μύες που δρουν σε μια άρθρωση θα χαλαρώσουν ενώ οι καμπτήρες μύες συστέλλονται.

10.5 Ο ρόλος των μυϊκών ιδιοδεκτικών υποδοχέων στην εκούσια κινητική δραστηριότητα

Οι στοχοκατευθυνόμενες κινήσεις συχνά πρέπει να προσαρμόζονται καθώς εξελίσσεται μια συγκεκριμένη διαδικασία. Αυτές οι προσαρμογές γίνονται υπό το φως των πληροφοριών ανατροφοδότησης από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς στους μύες και τους τένοντες: τις μυϊκές ατράκτους και τα τενόντια όργανα Golgi. Αυτές οι πληροφορίες δίνουν τη δυνατότητα στους ανθρώπους να αντιληφθούν με ακρίβεια τόσο τη θέση των άκρων τους στο χώρο (την κιναισθησία – βλ. Κεφάλαιο 13) όσο και τις δυνάμεις που ασκούνται από τους μύες τους.

Η δραστηριότητα των μυϊκών ατράκτων επιτρέπει στο νευρι-

κό σύστημα να συγκρίνει τα μήκη των εξωατράκτιων και ενδοατράκτιων μυϊκών ινών. Όταν το μήκος των εξωατράκτιων ινών υπερβαίνει αυτό των ενδοατράκτιων ινών, η απαγωγός εκφόρτιση μιας μυϊκής ατράκτου θα αυξάνεται και όποτε το μήκος των εξωατράκτιων ινών είναι μικρότερο από αυτό των ενδοατράκτιων ινών, η εκφόρτιση των προσαγωγών της ατράκτου θα μειώνεται. Αυτή η εξασθένηση είναι δυνατή επειδή οι προσαγωγές ίνες της ατράκτου κανονικά εμφανίζουν ένα τονικό επίπεδο εκφόρτισης. Με αυτόν τον τρόπο, οι μυϊκές άτρακτοι μπορούν να παρέχουν έλεγχο ανατροφοδότησης του μήκους των μυών.

Μελέτες διαφόρων κινήσεων (π.χ. μάσηση και κινήσεις των δακτύλων) έχουν δείξει ότι όταν εκούσιες αλλαγές στο μήκος των μυών ξεκινούν από κινητικές περιοχές του εγκεφαλικού φλοιού (βλ. Ενότητα 10.9), η κινητική εντολή περιλαμβάνει αλλαγές στο σημείο ρύθμισης του συστήματος της μυϊκής ατράκτου. Για να επιτευχθεί αυτό, τόσο οι α- όσο και οι γ-κινητικοί νευρώνες ενεργοποιούνται ταυτόχρονα μέσω των νευρωνικών οδών που κατεβαίνουν από ανώτερα κινητικά κέντρα. Η ταυτόχρονη ενεργοποίηση εξωατράκτιων ινών (μέσω α-κινητικών νευρώνων) και ενδοατράκτιων ινών (μέσω γ-κινητικών νευρώνων) ονομάζεται **συνεργοποίηση άλφα-γάμμα** (alpha-gamma co-activation). Η φυσιολογική της σημασία έγκειται στο γεγονός ότι επιτρέπει στις μυϊκές ατράκτους να παραμένουν λειτουργικές ανά πάσα στιγμή κατά τη διάρκεια μιας μυϊκής συστολής.

Τα οφέλη από την ενσωμάτωση της ευαισθησίας του μήκους σε εκούσιες δραστηριότητες μπορούν γίνουν φανερά στο ακόλουθο παράδειγμα. Ας υποθέσουμε ότι πρέπει να σηκώσουμε ένα μεγάλο βάρος. Πριν από την ανύψωση, λόγω προηγούμενης εμπειρίας, ο εγκέφαλος θα εκτιμήσει χονδρικά πόση δύναμη θα χρειαστεί για να σηκώσει το βάρος και τα κινητικά κέντρα θα μεταδώσουν την εντολή για να ξεκινήσει η ανύψωση. Τόσο οι εξωατράκτιες όσο και οι ενδοατράκτιες ίνες θα ενεργοποιηθούν μαζί. Εάν η αρχική εκτίμηση είναι ακριβής, οι εξωατράκτιες ίνες θα είναι σε θέση να βραχύνουν τόσο γρήγορα όσο και οι ενδοατράκτιες ίνες και η δραστηριότητα των προσαγωγών της ατράκτου δεν θα αλλάξει πολύ κατά τη διάρκεια της ανύψωσης. Εάν, ωστόσο, το βάρος αποδειχθεί βαρύτερο από το αναμενόμενο, η εκτίμηση της απαιτούμενης δύναμης θα είναι ανεπαρκής και ο ρυθμός βράχυνσης των εξωατράκτιων ινών θα είναι πιο αργός από τον αναμενόμενο. Παρ' όλα αυτά, οι ενδοατράκτιες ίνες θα συνεχίσουν να βραχύνουν και η κεντρική τους περιοχή θα τεντωθεί. Ως αποτέλεσμα, η δραστηριότητα στις προσαγωγές ίνες της ατράκτου θα αυξηθεί και θα αθροιστεί με τη διέγερση που φτάνει ήδη στους α-κινητικούς νευρώνες μέσω των κατιουσών κινητικών οδών. Η αυξημένη δραστηριότητα στους α-κινητικούς νευρώνες θα αυξήσει τη δύναμη που δημιουργείται από τον μυ μέχρι να ταιριάξει με αυτή που απαιτείται για την ανύψωση του φορτίου. Αντίθετα, εάν το βάρος είναι μικρότερο από το προβλεπόμενο, ο μυς θα κοντύνει γρήγορα και θα άρει τη φόρτωση των μυϊκών ατράκτων των οποίων η εκφόρτιση θα μειωθεί. Θα υπάρχει λιγότερη άθροιση, με τη διέγερση να φτάνει ήδη στους α-κινητικούς νευρώνες μέσω των κατιουσών κινητικών οδών και η τάση που αναπτύσσεται από τον μυ θα μειωθεί. Και στις δύο περιπτώσεις, η διέγερση προς τους α-κινητικούς νευρώνες ταιριάζει με το φορτίο.

Οι μυϊκές άτρακτοι βρίσκονται παράλληλα με τις εξωατράκτιες ίνες και δεν μπορούν να αντιληφθούν την τάση που ασκεί ο μυς στο φορτίο. Αυτός ο ρόλος εκτελείται από τα τενόντια όργανα Golgi τα οποία βρίσκονται σε σειρά με τις εξωατράκτιες μυϊκές ίνες (βλ. Εικόνα 10.7). Κάθε τενόντιο όργανο απο-

κρίνεται στην τάση που αναπτύσσεται από τις σχετικές μυϊκές ίνες του. Οι πληροφορίες από τα τενόντια όργανα αναμεταδίδονται πίσω στον κινητικό φλοιό, ο οποίος μπορεί στη συνέχεια να προσαρμόσει τη διέγερση στους κατάλληλους μύες μέσω των α-κινητικών νευρώνων. Εκτός από αυτόν τον ρόλο στην ιδιοδεκτικότητα, το τενόντιο αντανεκλαστικό Golgi μπορεί να προστατεύσει τον μυ από βλάβη που προκαλείται από κράμπα ή από υπερβολικό φορτίο.

Σύνοψη

Ο ρόλος των μυϊκών ατράκτων ως συγκριτών για τη διατήρηση του μήκους των μυών είναι σημαντικός κατά τη διάρκεια εκούσιων κινήσεων που κατευθύνονται προς τον στόχο. Όταν οι εκούσιες αλλαγές στο μήκος των μυών ξεκινούν από κινητικές περιοχές του εγκεφάλου, η εντολή κίνησης περιλαμβάνει αλλαγές στο σημείο ρύθμισης του συστήματος της μυϊκής ατράκτου. Για να επιτευχθεί αυτό, οι κινητικοί νευρώνες α- και γ ενεργοποιούνται ταυτόχρονα (συν-ενεργοποίηση α-γ) μέσω των νευρωνικών οδών που κατέρχονται από ανώτερα κινητικά κέντρα. Η συν-ενεργοποίηση των α- και γ-απαγωγών κινητικών νευρώνων επιτρέπει τη συνεχή προσαρμογή της ευαισθησίας των μυϊκών ατράκτων καθώς ο μυς βραχύνεται.

10.6 Επιπτώσεις τραυματισμού του νωτιαίου μυελού

Παρά την προστασία που παρέχεται στον νωτιαίο μυελό από τη σπονδυλική στήλη, οι τραυματισμοί της σπονδυλικής στήλης εξακολουθούν να είναι σχετικά συχνά. Τα τροχαία ατυχήματα είναι η πιο συχνή αιτία τραυματισμού του νωτιαίου μυελού και ακολουθούν οι πτώσεις και οι αθλητικοί τραυματισμοί (ιδιαίτερα οι καταδύσεις). Οι αλλαγές στη λειτουργία του σώματος που προκύπτουν από τέτοιους τραυματισμούς εξαρτώνται από το επίπεδο τραυματισμού και την έκταση της βλάβης στο νωτιαίο μυελό. Μετά τη βλάβη, κάτω από το επίπεδο της κάκωσης, υπάρχει απώλεια της αίσθησης λόγω διακοπής των ανιουσών νωτιαίων οδών και απώλεια του εκούσιου ελέγχου της μυϊκής σύσπασης ως αποτέλεσμα της βλάβης των κατιουσών κινητικών οδών. Η απώλεια του εκούσιου κινητικού ελέγχου είναι γνωστή ως **μυϊκή παράλυση** (muscle paralysis). Τόσο η αντανεκλαστική δραστηριότητα της σπονδυλικής στήλης όσο και οι λειτουργικές δραστηριότητες όπως η αναπνοή, η ούρηση και η αφόδευση μπορεί να επηρεαστούν. Η παράλυση μπορεί να είναι **σπαστική** (spastic) (στην οποία ο βαθμός του μυϊκού τόνου αυξάνεται πάνω από το φυσιολογικό) ή **χαλαρή** (flaccid) (στην οποία το επίπεδο του τόνου μειώνεται και οι μύες είναι «άτονοι»). Τα χαρακτηριστικά της κινητικής δυσλειτουργίας λόγω βλαβών της φλοιονωτιαίας οδού («**βλάβες του άνω κινητικού νευρώνα**») [‘upper motoneuron lesions’] και εκείνων που οφείλονται σε δυσλειτουργία των κινητικών νευρώνων του νωτιαίου μυελού («**βλάβες του κατώτερου κινητικού νευρώνα**») [‘lower motoneuron lesions’] συζητούνται περαιτέρω στο Πλαίσιο 10.1.

Αμέσως μετά τον τραυματισμό του νωτιαίου μυελού, υπάρχει απώλεια των νωτιαίων αντανεκλαστικών (**αρεφλεξία**) [areflexia]. Αυτό είναι γνωστό ως **νωτιαίο σοκ** (spinal shock) ή **νευρογενές σοκ** (neurogenic shock) και περιλαμβάνει τις κατιούσες κινητικές οδούς. Οι κλινικές εκδηλώσεις είναι χαλαρή παράλυση, έλλειψη τενόντιων αντανεκλαστικών και απώλεια αυτόνομης λειτουργίας κάτω από το επίπεδο της βλάβης. Το νωτιαίο σοκ είναι πιθανώς το αποτέλεσμα της απώλειας της φυσιολογικής συνεχούς διεγερτικής εισόδου από υψηλότερα κέντρα



Πλαίσιο 10.1 Βλάβες άνω και κάτω κινητικού νευρώνα και αισθητικά ελλείμματα μετά από βλάβες/κακώσεις του νωτιαίου μυελού

Οι εκούσιες κινητικές πράξεις περιλαμβάνουν έναν μεγάλο αριθμό δομών, συμπεριλαμβανομένου του εγκεφαλικού φλοιού, του φλοιονωτιαίου δερματίου, των βασικών γαγγλίων, της παρεγκεφαλίδας και του νωτιαίου μυελού. Όταν κάποια από αυτές τις περιοχές έχει υποστεί βλάβη από τραυματικές κακώσεις ή εγκεφαλικά επεισόδια, είναι εμφανείς οι χαρακτηριστικές αλλαγές στη δραστηριότητα του κινητικού συστήματος.

Η βλάβη στον πρωτοταγή κινητικό φλοιό ή στη φλοιονωτιαία οδό αναφέρεται συχνά ως **βλάβη του άνω κινητικού νευρώνα** (upper motoneuron lesion). Τέτοιες βλάβες χαρακτηρίζονται από σπαστική (άκαμπτη) παράλυση χωρίς μυϊκή απώλεια. Παρατηρείται αύξηση του μυϊκού τόνου και τα τενόντια αντανακλαστικά είναι υπερβολικά (**υπεραντιδραστικότητα**) [hyperreflexia]. Το σημείο Babinski είναι θετικό, έτσι ώστε ως απόκριση στη διέγερση του πέλματος του ποδιού, το μεγάλο δάχτυλο του ποδιού εκτείνεται προς τα πάνω και τα άλλα δάχτυλα του ποδιού απλώνονται αντί να κάμπτονται προς τα κάτω όπως σε ένα φυσιολογικό άτομο (βλ. Εικόνα 1). Οι ίδιοι οι μύες είναι αδύναμοι, αν και οι καμπτήρες των βραχιόνων είναι ισχυρότεροι από τους εκτείνοντες. Στα πόδια, ισχύει το αντίστροφο: οι εκτείνοντες είναι ισχυρότεροι από τους καμπτήρες. Οι μύες δεν παρουσιάζουν συστολή (συσπάσεις των μυών, στις οποίες ομάδες μυϊκών ινών συσπώνται μαζί).

Η βλάβη του νωτιαίου μυελού που περιλαμβάνει τους κινητικούς νευρώνες ονομάζεται **βλάβη του κατώτερου κινητικού νευρώνα** (lower motoneuron lesion). Μια βλάβη κατώτερου κινητικού νευρώνα έχει ως αποτέλεσμα την απουσία των προσβεβλημένων μυών, που δείχνουν απώλεια τόνου μυός. Τα τενόντια αντανακλαστικά μπορεί να είναι αδύναμα ή να απουσιάζουν. Υπάρχει απώλεια μυϊκού όγκου και συνήθως υπάρχει συστολή (σύντομες αυθόρμητες συσπάσεις μεμονωμένων μυϊκών δεσμιδίων). Ο συντονισμός είναι εξασθενημένος. Το σημείο Babinski απουσιάζει (δηλαδή τα δάχτυλα των ποδιών κάμπτονται ως απάντηση στη διέγερση του πέλματος του ποδιού, όπως σε ένα φυσιολογικό άτομο).

Οι βλάβες στο νωτιαίο μυελό επηρεάζουν την αίσθηση καθώς

και την κινητική δραστηριότητα. Εάν ο νωτιαίος μυελός υποστεί πλήρη διατομή, υπάρχει απώλεια τόσο της κινητικής όσο και της αισθητικής λειτουργίας κάτω από το επίπεδο της βλάβης. Μερική απώλεια της κινητικής δραστηριότητας και της αίσθησης συμβαίνει όταν ο νωτιαίος μυελός συμπιέζεται, είτε από την προεξοχή ενός μεσοσπονδύλιου δίσκου είτε από έναν όγκο στο νωτιαίο μυελό. Ο νωτιαίος μυελός μπορεί επίσης να υποστεί μερική διατομή ως αποτέλεσμα ορισμένων τραυματικών βλαβών, όπως μαχαιρώματα. Σε τέτοιες μερικές τομές, το μοτίβο της μειωμένης αίσθησης παρέχει σημαντικές πληροφορίες σχετικά με τη θέση της βλάβης.

Στην κλινική εξέταση, οι κύριες αισθήσεις που ελέγχονται είναι το ελαφρύ άγγιγμα (το οποίο ελέγχεται με μια τούφα βαμβάκι), το τσίμπημα, η θερμοκρασία, οι κραδασμοί και η αίσθηση θέσης. Η αντανακλαστική δραστηριότητα ελέγχεται με επιγονατιδικό σφυρί. Στη πλευρά της κάκωσης, κάτω από την περιοχή της βλάβης, υπάρχει η απώλεια της εκούσιας κινητικής δραστηριότητας, η οποία προκύπτει από βλάβη του φλοιονωτιαίου δερματίου. Η ακινησία σχετίζεται με τα σημάδια της βλάβης του άνω κινητικού νευρώνα. Η κινητική δραστηριότητα δεν επηρεάζεται στην πλευρά ετερόπλευρα της βλάβης.

Το νωτιαιοθαλαμικό δερμάτιο χιάζεται στο επίπεδο του νωτιαίου μυελού και η οδός της ραχιαίας στήλης χιάζεται στο εγκεφαλικό στέλεχος. Η απώλεια της αίσθησης μετά από ημιτομή του νωτιαίου μυελού είναι επομένως χαρακτηριστική. Στην πλευρά της κάκωσης κάτω από την περιοχή της βλάβης, υπάρχει απώλεια αυτών των αισθήσεων που φτάνουν στον εγκέφαλο μέσω της οδού της ραχιαίας στήλης, δηλαδή της ιδιοδεκτικότητας, της αίσθησης δόνησης και της λεπτής διάκρισης αφής. Ο πόνος και η αίσθηση της θερμοκρασίας μεταδίδονται στον εγκέφαλο μέσω του χιασμένου νωτιαιοθαλαμικού δερματίου και έτσι διατηρούνται. Στην πλευρά ετερόπλευρα της βλάβης, η αίσθηση της θέσης και της δόνησης κάτω από την περιοχή της βλάβης είναι φυσιολογικές, όπως και η διάκριση στην αφή. Ο πόνος και η αίσθηση της θερμοκρασίας χάνονται, καθώς τα νωτιαιοθαλαμικά δερμάτια τέμνονται.



Εικόνα 1 Στο φυσιολογικό πελματιαίο αντανακλαστικό που προκαλείται με το χάιδμα του πέλματος του ποδιού όπως φαίνεται στο (α), τα δάχτυλα των ποδιών κάμπτονται προς τα κάτω. Εάν υπάρχει βλάβη στο φλοιονωτιαίο δερμάτιο (βλάβη του άνω κινητικού νευρώνα), τα δάχτυλα των ποδιών εκτείνονται προς τα πάνω και ανοίγουν προς τα έξω/απλώνονται (β) ακριβώς όπως συμβαίνει σε ένα φυσιολογικό μωρό (γ). Αυτή η απάντηση ονομάζεται θετικό σημείο Babinski.

όπως το αιθουσονωτιαίο δερμάτιο, τμήματα του δικτυονωτιαίου δερματίου, και το φλοιονωτιαίο δερμάτιο, όπως θα συζητηθεί αργότερα σε αυτό το κεφάλαιο. Στους ανθρώπους, το νωτιαίο σοκ μπορεί να διαρκέσει αρκετές εβδομάδες. Μετά από αυτό το διάστημα, υπάρχει συνήθως κάποια επιστροφή της αντανακλαστικής δραστηριότητας καθώς αυξάνεται η διεγερσιμότητα των μη κατεστραμμένων νευρώνων του νωτιαίου μυελού. Περιστασιακά αυτή η διεγερσιμότητα γίνεται υπερβολική και στη συνέχεια παρατηρείται **σπαστικότητα** (spasticity) των προσβεβλημένων μυϊκών ομάδων.

Ο όρος **τετραπληγία** (tetraplegia) (ονομάζεται επίσης **quadriplegia**) αναφέρεται σε βλάβη ή απώλεια της κινητικής και αισθητικής λειτουργίας στα χέρια, τον κορμό, τα πόδια και τα πυελικά όργανα. Η **παραπληγία** (paraplegia) αναφέρεται σε

διαταραχή της λειτουργίας των ποδιών και των πυελικών οργάνων: οι βραχίονες δεν επηρεάζονται και ο βαθμός λειτουργικής βλάβης θα εξαρτηθεί από το ακριβές επίπεδο της σπονδυλικής κάκωσης. Τραυματισμοί πάνω από το επίπεδο περιπου T12 θα οδηγήσουν κανονικά σε σπαστική παράλυση των προσβεβλημένων ομάδων σκελετικών μυών: ο έλεγχος του εντέρου, της ουροδόχου κύστης και των σεξουαλικών λειτουργιών επηρεάζεται επίσης. Τραυματισμοί κάτω από το επίπεδο της T12, ειδικά εκείνοι που περιλαμβάνουν βλάβη στα περιφερικά νεύρα που αφήνουν τον νωτιαίο μυελό, γενικά οδηγούν σε χαλαρή παράλυση του προσβεβλημένων ομάδων μυών καθώς και εκείνων που ελέγχουν το έντερο, την ουροδόχο κύστη και τη σεξουαλική λειτουργία.

Ο αρτηριακός τόνος διατηρείται από τη δραστηριότητα

στους άξονες που περνούν από τις αγγειοκινητικές περιοχές του εγκεφαλικού στελέχους στην έξω-διάμεση στήλη του νωτιαίου μυελού μέσω της πλευρικής στήλης της λευκής ουσίας. Η βλάβη στις ανώτερες μοίρες του νωτιαίου μυελού θα επηρεάσει τον συμπαθητικό αγγειοσυσταλτικό τόνο, προκαλώντας σημαντική μείωση της αρτηριακής πίεσης. Η βλάβη στην οσφυϊκή περιοχή του νωτιαίου μυελού, ωστόσο, θα έχει σχετικά μικρή επίδραση.

Σύνοψη

Η βλάβη του νωτιαίου μυελού προκαλεί απώλεια τόσο της αίσθησης όσο και του εκούσιου ελέγχου της μυϊκής συστολής (παράλυση) κάτω από το επίπεδο της βλάβης. Αμέσως μετά από έναν τέτοιο τραυματισμό, υπάρχει απώλεια των νωτιαίων αντανακλαστικών (αρεφλεξία) και χαλαρότητα των μυών που ελέγχονται από νεύρα που εκπορεύονται από τον νωτιαίο μυελό κάτω από το επίπεδο του τραυματισμού. Αυτό είναι γνωστό ως νωτιαίο σοκ ή νευρογενές σοκ. Μπορεί να επηρεαστούν τόσο η αντανακλαστική σωματική κινητική δραστηριότητα όσο και οι ακούσιες δραστηριότητες που περιλαμβάνουν τις λειτουργίες της ουροδόχου κύστης και του εντέρου. Το νωτιαίο σοκ μπορεί να διαρκέσει αρκετές εβδομάδες. Καθώς αυξάνεται η διεγερσιμότητα των μη κατεστραμμένων νευρώνων κάτω από την κατεστραμμένη περιοχή, η αντανακλαστική δραστηριότητα επιστρέφει και μπορεί να οδηγήσει στη σπαστικότητα των παραλυμένων μυϊκών ομάδων.

10.7 Κατιούσες οδοί που εμπλέκονται στον έλεγχο της κίνησης

Αν και ο νωτιαίος μυελός περιέχει τα νευρωνικά δίκτυα που απαιτούνται για τις αντανακλαστικές ενέργειες, πιο σύνθετες κινητικές συμπεριφορές ξεκινούν από οδούς που προέρχονται από διάφορες θέσεις μέσα στον εγκέφαλο. Επιπλέον, η δραστηριότητα του νευρικού κυκλώματος εντός του νωτιαίου μυελού τροποποιείται και βελτιώνεται από τις κατιούσες οδούς ελέγχου της κίνησης. Υπάρχουν πέντε σημαντικές περιοχές του εγκεφάλου που δημιουργούν κατιόντα δεμάτια, τέσσερα από τα οποία βρίσκονται εντός του εγκεφαλικού στελέχους και του προμήκους μυελού. Πρόκειται για τον **δικτυωτό σχηματισμό** (reticular formation), τους αιθουσαίους πυρήνες, τον ερυθρό πυρήνα και το **τετράδυμο** (tectum, το ραχιαίο τμήμα του μεσεγκεφάλου). Οι ίνες τους αποτελούν ένα σύνολο από κατιούσες οδούς που μερικές φορές αναφέρονται ως **εξωπυραμιδικές οδοί** (extrapyramidal tracts). Η πέμπτη περιοχή βρίσκεται μέσα στον εγκεφαλικό φλοιό και δημιουργεί το **πυραμιδικό** (pyramidal) ή **φλοιονωτιαίο** (corticospinal) **δεμάτιο** (tract). Η Εικόνα 10.11 δείχνει τις κατά προσέγγιση θέσεις των κύριων κατιουσών οδών και τη θέση τους εντός του νωτιαίου μυελού.

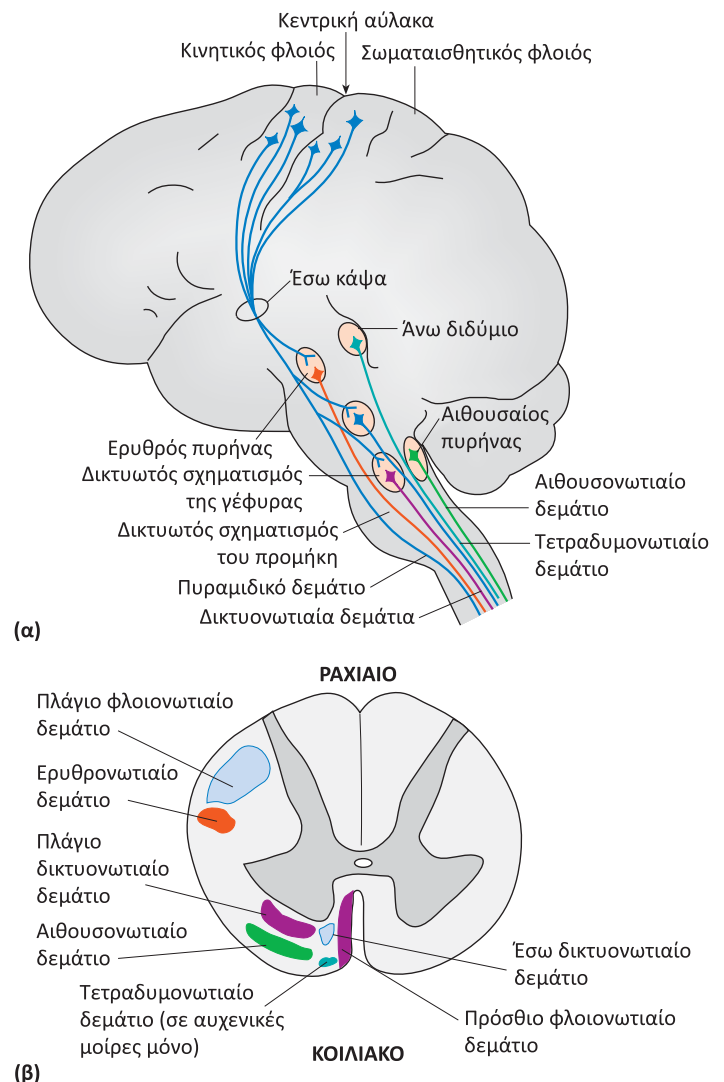
Εξωπυραμιδικές οδοί

Το δικτυωτό σύστημα (ένα μη επαρκώς καθορισμένο σύνολο διασυνδεδεμένων πυρήνων στο εγκεφαλικό στέλεχος) δημιουργεί δύο σημαντικά κατιόντα δεμάτια εντός του μυελού: το πλάγιο δικτυονωτιαίο δεμάτιο και το έσω δικτυονωτιαίο δεμάτιο. Αυτά τα δεμάτια σε μεγάλο βαθμό δεν χιάζονται και καταλήγουν κυρίως στους διάμεσους νευρώνες του νωτιαίου μυελού και όχι στους ίδιους τους α-κινητικούς νευρώνες. Επηρεάζουν κυρίως τους μύες του κορμού και τα εγγύτερα μέρη των άκρων. Πιστεύεται ότι είναι σημαντικά στον έλεγχο ορισμένων μηχανισμών στάσης του σώματος και στην αντίδραση

αιφνιδιασμού («άλμα» ως απόκριση σε ένα ξαφνικό και απροσδόκητο ερέθισμα).

Οι αιθουσαίοι πυρήνες βρίσκονται ακριβώς κάτω από το δάπεδο της τέταρτης κοιλίας κοντά στην παρεγκεφαλίδα. Οι έσω και οι πλάγιοι αιθουσαίοι πυρήνες δημιουργούν μια κατιούσα κινητική οδό που ονομάζεται αιθουσονωτιαίο δεμάτιο. Οι περισσότεροι από τους άξονες αυτού του δεματίου, όπως εκείνοι του δικτυονωτιαίου δεματίου, συνάπτονται με ενδονευρώνες στην ομόπλευρη πλευρά του μυελού. Τα αιθουσαιονωτιαία δεμάτια ασχολούνται κυρίως με τη δραστηριότητα των εκτεινόντων μυών και είναι σημαντικά στον έλεγχο της στάσης του σώματος (ενεργούν με σκοπό την πραγματοποίηση προσαρμογών σε απόκριση στα αιθουσαία σήματα). Βλάβες των δικτυονωτιαίων ή αιθουσονωτιαίων δεματίων επηρεάζουν την ικανότητα διατήρησης μιας φυσιολογικής όρθιας στάσης.

Ο ερυθρός πυρήνας είναι μία από τις πιο σημαντικές «εξωπυραμιδικές» δομές. Διαθέτει τοπογραφική οργάνωση στην οποία τα άνω άκρα αντιπροσωπεύονται εσωραχιαία και τα κάτω άκρα κοιλιοπλάγια. Λαμβάνει προσαγωγές εισόδους τόσο από τον φλοιό όσο και από την παρεγκεφαλίδα καθώς και από



Εικόνα 10.11 Οι κύριες κινητικές οδοί που προκύπτουν στον εγκέφαλο. Το πλαίσιο **(α)** δείχνει τη διάταξη των κύριων κατερχόμενων κινητικών δεματίων και την κατά προσέγγιση θέση των κύριων κινητικών πυρήνων. Το πλαίσιο **(β)** δείχνει τη θέση των κύριων πυραμιδικών και εξωπυραμιδικών κατιουσών οδών εντός του νωτιαίου μυελού. (Ξανασχεδιασμένο από την Εικόνα 14.14 στο P. Brodal (1997) *The central nervous system: Structure and function*, 2nd edition. University of Oxford Press, Νέα Υόρκη.)

την ωχρά σφαίρα, που είναι ο κύριος πυρήνας εξόδου των βασιικών γαγγλίων. Δημιουργεί το **ερυθρονωτιαίο δεμάτιο** (rubrospinal tract) (βλ. Εικόνα 10.11). Οι ίνες αυτού του δεματίου χιάζονται (διασταυρώνονται) και στη συνέχεια ταξιδεύουν στον νωτιαίο μυελό όπου καταλήγουν στο πλάγιο τμήμα της φαιάς ουσίας. Μερικές κάνουν μονοσυναπτική επαφή με τους α-κινητικούς νευρώνες, αλλά οι περισσότερες καταλήγουν σε διάμεσους νευρώνες που διεγείρουν τόσο τους καμπτήρες όσο και τους εκτεινόντες κινητικούς νευρώνες που τροφοδοτούν τους μύες των ετερόπλευρων άκρων. Βλάβες του ερυθρού πυρήνα ή του ερυθρονωτιαίου δεματίου βλάπτουν την ικανότητα εκτέλεσης εκούσιων κινήσεων των άκρων ενώ έχουν σχετικά μικρή επίδραση στον έλεγχο της στάσης του σώματος.

Το τετραδυμονωτιαίο δεμάτιο έχει την προέλευσή του στο τετράδυμο το οποίο σχηματίζει την οροφή της τέταρτης κοιλίας και περιλαμβάνει τα άνω και κάτω διδύμια (βλ. Εικόνα 10.12). Αυτές οι περιοχές φαίνεται να ασχολούνται με την ολοκλήρωση οπτικών και ακουστικών σημάτων και μπορεί να έχουν κάποιο ρόλο στον προσανατολισμό. Το τετραδυμονωτιαίο δεμάτιο προβάλλει στην αυχενική μοίρα του νωτιαίου μυελού. Οι ίνες του χιάζονται και καταλήγουν σε διάμεσους νευρώνες που επηρεάζουν τις κινήσεις του κεφαλιού και των ματιών.

Γενικά, τα εξωπυραμιδικά δεμάτια που επηρεάζουν τους αξονικούς μύες (οι μύες του λαιμού, της πλάτης, της κοιλιάς και της λεκάνης) είναι σε μεγάλο βαθμό χιασμένα, ενώ εκείνα που επηρεάζουν τους μύες των άκρων είναι ως επί το πλείστον μη χιασμένα. Αυτή η ρύθμιση επιτρέπει τον ανεξάρτητο έλεγχο των άκρων και των αξονικών μυών, έτσι ώστε ο χειρισμός να μπορεί να προχωρήσει όσο διατηρείται η στάση του σώματος.

Κινητικοί πυρήνες κρανιακών νεύρων

Το νευρωνικό κύκλωμα του νωτιαίου μυελού είναι υπεύθυνο μόνο για την κινητική δραστηριότητα τμημάτων του σώματος κάτω από το ανώτερο μέρος του λαιμού. Οι κινήσεις του κεφαλιού, των ματιών και των μυών του προσώπου είναι κάτω από τον έλεγχο των κινητικών πυρήνων των κρανιακών νεύρων (ΚΝ). Αυτοί περιλαμβάνουν τους οφθαλμοκινητικούς πυρήνες

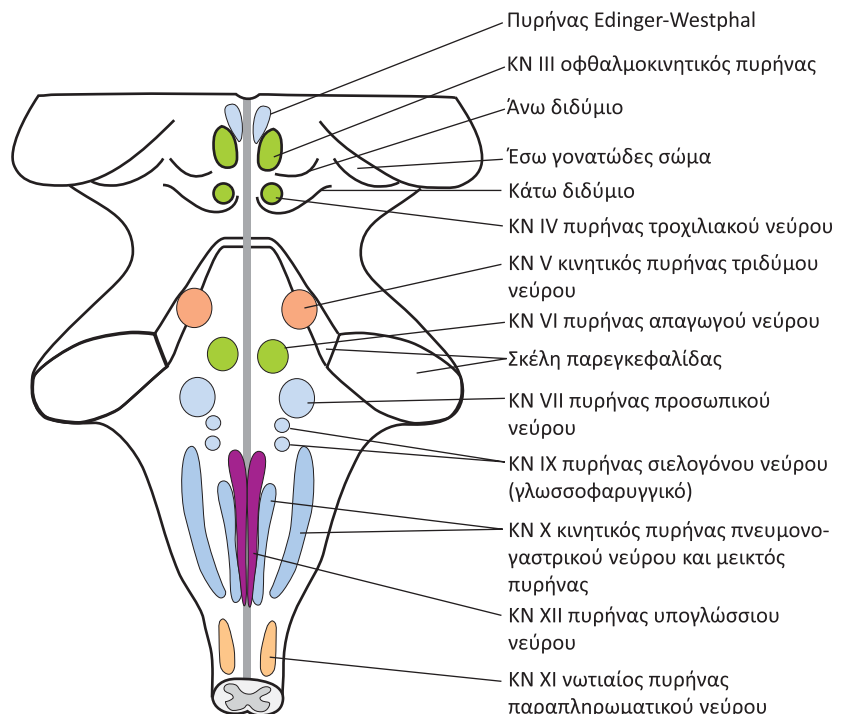
(ΚΝ III), την κινητική εκροή του τριδύμου νεύρου (ΚΝ V), τους πυρήνες του προσωπικού (ΚΝ VII), και τον μεικτό πυρήνα (ΚΝ X), που τροφοδοτούν όλοι τους μύες που αποτελούν μέρος ενός αμφίπλευρου συστήματος κινητικού ελέγχου. Η Εικόνα 10.12 απεικονίζει τη θέση αυτών των πυρήνων στο εγκεφαλικό στέλεχος. Ίνες από αυτούς τους πυρήνες έρχονται σε επαφή με τους διάμεσους νευρώνες στο εγκεφαλικό στέλεχος που θεωρείται ότι είναι οργανωμένοι σε μεγάλο βαθμό με τον ίδιο τρόπο με αυτούς του νωτιαίου μυελού που τροφοδοτούν τους αξονικούς μύς και εκείνους των άκρων.

Το φλοιονωτιαίο (πυραμιδικό) δεμάτιο

Το φλοιονωτιαίο δεμάτιο έχει παραδοσιακά περιγραφεί ως η κυρίαρχη οδός για τον έλεγχο των λεπτών, επιδέξιων, κινήσεων χειρισμού με τα άκρα. Αν και είναι αναμφίβολα μεγάλης σημασίας, είναι πλέον προφανές ότι πολλές από τις ενέργειές του φαίνονται να αναπαράγονται από το ερυθρονωτιαίο δεμάτιο, το οποίο μπορεί, εάν είναι απαραίτητο, να αναλάβει ένα μεγάλο μέρος της κινητικής του λειτουργίας.

Το φλοιονωτιαίο δεμάτιο προέρχεται από τον εγκεφαλικό φλοιό και κατέρχεται στον νωτιαίο μυελό. Πολλοί από τους άξονες του έχουν, επομένως, μεγάλο μήκος. Περίπου το 80% των ινών χιάζονται καθώς διασχίζουν την ακραία κοιλιακή επιφάνεια του προμήκου μυελού (ο χιασμός των πυραμίδων, βλ. Εικόνα 9.8) και περνούν στον νωτιαίο μυελό ως το έξω φλοιονωτιαίο δεμάτιο. Οι μη χιασμένες ίνες κατέρχονται ως το πρόσθιο (ή κοιλιακό) φλοιονωτιαίο δεμάτιο και τελικά χιάζονται στο νωτιαίο μυελό. Καθώς οι ίνες του φλοιονωτιαίου δεματίου περνούν τον θάλαμο και τα βασικά γάγγλια, αναρριπίζονται (ανοίγουν σαν βεντάλια) σε ένα φύλλο που ονομάζεται έσω κάψα (βλ. Εικόνες 9.6 και 9.7). Εδώ φαίνονται ιδιαίτερα επιδεκτικές σε βλάβη μετά από εγκεφαλικό αγγειακό ατύχημα (ονομάζεται επίσης CVA ή εγκεφαλικό), και η προκύπτουσα ισχαιμική βλάβη προκαλεί μια χαρακτηριστική μορφή παράλυσης (βλ. Πλαίσιο 10.1).

Οι άξονες που δημιουργούν το πυραμιδικό δεμάτιο προέρχονται από μια ευρεία περιοχή του εγκεφαλικού φλοιού. Περίπου το 40% από αυτούς προέρχονται από τον ίδιο τον κινητικό



Εικόνα 10.12 Ραχιαία όψη του ανθρώπινου εγκεφαλικού στελέχους που δείχνει τη θέση των κινητικών πυρήνων των κρανιακών νεύρων (ΚΝ). Η παρεγκεφαλίδα δεν φαίνεται, αλλά η θέση των παρεγκεφαλιδικών σκελών υποδεικνύει την κατά προσέγγιση θέση της. Αυτός ο χάρτης δεν δείχνει τους αισθητικούς πυρήνες.

φλοιό, ενώ οι υπόλοιποι προέρχονται είτε από τους μετωπιαίους είτε από τους βρεγματικούς λοβούς. Ο βρεγματικός λοβός αποτελεί μέρος του αισθητικοκινητικού (ή σωματισθητικού) φλοιού και η λειτουργία των ινών από αυτή την περιοχή μπορεί να είναι η παροχή ανατροφοδοτικού ελέγχου της αισθητικής εισόδου. Περίπου το 3% των ινών στην πυραμιδική οδό προέρχονται από μεγάλους νευρώνες που ονομάζονται **κύτταρα Betz** (Betz cells), τα οποία κάποτε θεωρούνταν ότι δημιουργούν ολόκληρο το πυραμιδικό δεμάτιο. Στην πραγματικότητα, η μεγάλη πλειονότητα των ινών του φλοιονωτιαίου δεματίου είναι μικρής διαμέτρου και μπορεί να είναι είτε εμμύελες είτε αμύελες. Αυτές οι ίνες άγουν τις νευρικές ώσεις σχετικά αργά.

Οι περισσότεροι άξονες του πυραμιδικού δεματίου συνάπτονται με διάμεσους νευρώνες στον ετερόπλευρο νωτιαίο μυελό. Πολλοί στέλνουν, επίσης, παράπλευρες ίνες σε άλλες περιοχές του εγκεφάλου, συμπεριλαμβανομένων του ερυθρού πυρήνα, των βασικών γαγγλίων, του θαλάμου και του δικτυωτού σχηματισμού του εγκεφαλικού στελέχους. Λίγοι κάνουν μονοσυναπτική επαφή με ετερόπλευρους α- και γ-κινητικούς νευρώνες. Αυτό είναι πιο εμφανές σε εκείνους που τροφοδοτούν τους μύες των χεριών και των δακτύλων και μπορεί να αντανάκλα τη μεγάλη ποικιλία κινήσεων για τις οποίες είναι ικανοί αυτοί οι μύες. Σε πιθήκους, βλάβες στο πυραμιδικό δεμάτιο έχουν ως αποτέλεσμα, για παράδειγμα, απώλεια της λαβής ακριβείας, αν και η λαβή δύναμης και οι αδρές κινήσεις των άκρων και του κορμού παραμένουν ανεπηρέαστες. Σε ανθρώπους με βλάβη του φλοιονωτιαίου δεματίου, για παράδειγμα μετά από εγκεφαλικό, υπάρχουν λίγα εμφανή κινητικά ελλείμματα. Υπάρχει, ωστόσο, αδυναμία των μυών του χεριού και των δακτύλων και ένα **θετικό σημείο Babinski** (positive Babinski sign). Αυτό είναι ένα παθολογικό αντανακλαστικό κατά το οποίο χαϊδεύοντας το πέλμα του ποδιού προκαλείται ραχιαία κάμψη του μεγάλου δακτύλου του ποδιού (δηλαδή το μεγάλο δάχτυλο του ποδιού στρέφεται προς τα πάνω) και τα άλλα δάχτυλα απλώνονται προς τα έξω. Σημειώστε ότι σε βρέφη ηλικίας μικρότερης του ενός έτους, χαϊδεύοντας το πέλμα του ποδιού οδηγεί σε άνοιγμα των μικρότερων δακτύλων προς τα έξω και σε μια αργή ραχιαία κάμψη του μεγάλου δακτύλου (βλ. Εικόνα 1 στο Πλαίσιο 10.1). Αυτό αντανάκλα την ανωριμότητα του φλοιονωτιαίου δεματίου. Αυτή η απόκριση έκτασης αλλάζει στο πρότυπο των ενηλίκων μεταξύ των ηλικιών 12 και 24 μηνών, μετά την οποία τα δάχτυλα των ποδιών εμφανίζουν απόκριση κάμψης (δηλαδή τα δάχτυλα των ποδιών στρέφονται προς τα κάτω—το πελματιαίο αντανακλαστικό).

Σύνοψη

Η δραστηριότητα του νευρικού κυκλώματος εντός του νωτιαίου μυελού τροποποιείται και βελτιώνεται με κατιούσες κινητικές οδούς ελέγχου. Τα δικτυονωτιαία δεμάτια επηρεάζουν κυρίως τους μύες του κορμού και των εγγύς μερών των άκρων και είναι σημαντικά για τη διατήρηση ορισμένων στάσεων. Το αιθουσαιονωτιαίο δεμάτιο καταλήγει σε διάμεσους νευρώνες στον ομόπλευρο νωτιαίο μυελό που ελέγχουν τη δραστηριότητα των εκτεινόντων μυών και είναι σημαντικοί για τη διατήρηση όρθιας στάσης. Ο ερυθρός πυρήνας λαμβάνει προσαγωγές πληροφορίες από τον φλοιό, την παρεγκεφαλίδα και τα βασικά γάγγλια.

10.8 Ο έλεγχος της στάσης του σώματος

Η διατήρηση μιας σταθερής όρθιας στάσης είναι μια ενεργή διαδικασία. Οι σκελετικοί μύες που διατηρούν τη στάση του σώ-

ματος (οι αξονικοί μύες) λειτουργούν σε μεγάλο βαθμό ασυνείδητα. Κάνουν συνεχώς τη μία μικρή προσαρμογή μετά την άλλη για να επιτρέψουν στο σώμα να διατηρεί μια καθιστή ή όρθια στάση παρά τη συνεχή έλξη της βαρύτητας προς τα κάτω. Όταν στεκόμαστε, το κέντρο βάρους μας πρέπει να βρίσκεται εντός της περιοχής που οριοθετείται από τα πόδια μας· αν βρίσκεται εκτός, πέφτουμε. Επιπλέον, κάθε εκούσια κίνηση που κάνουμε πρέπει να συνοδεύεται από μια προσαρμογή της στάσης για να αντισταθμίσει τη μετατόπιση στο κέντρο βάρους μας. Οι μύες στάσης του σώματος επομένως διατηρούν ένα ορισμένο τονικό επίπεδο έτσι ώστε να βρίσκονται σε σταθερή κατάσταση μερικής συστολής. Ως εκ τούτου, δεν αποτελεί έκπληξη το γεγονός ότι αυτοί οι μύες περιέχουν ένα υψηλό ποσοστό ινών βραδείας συστολής (τύπου 1) (βλ. Κεφάλαιο 8).

Όπως με τις περισσότερες μορφές κινητικής δραστηριότητας, η λήψη μιας στάσης και η διατήρησή της εξαρτάται από ένα εσωτερικά δημιουργημένο κεντρικό πρόγραμμα δράσης, το οποίο στη συνέχεια τροποποιείται και ρυθμίζεται από περιφερειακή ανατροφοδότηση. Το πρόγραμμα «εντολών» για δράση υλοποιείται μέσα στο ΚΝΣ (ιδιαίτερα στα βασικά γάγγλια, στο εγκεφαλικό στέλεχος και στο δικτυωτό σχηματισμό), ενώ πληροφορίες από τέσσερις περιφερειακές πηγές παρέχουν ανατροφοδότηση σχετικά με τη δράση. Αυτές οι πηγές είναι:

1. υποδοχείς πίεσης στα πόδια
2. το αιθουσαίο σύστημα
3. τα μάτια
4. ιδιοδεκτικοί υποδοχείς στον αυχένα και τη σπονδυλική στήλη.

Τα τρία τελευταία παρέχουν πληροφορίες σχετικά με τη θέση του κεφαλιού σε σχέση με το περιβάλλον, ενώ οι υποδοχείς πίεσης στα πόδια μεταβιβάζουν πληροφορίες σχετικά με την κατανομή του βάρους στο κέντρο βαρύτητας.

Υποδοχείς πίεσης στα πόδια

Ενώ είναι σαφώς πολύ δύσκολο να πραγματοποιηθεί μια λεπτομερής μηχανιστική μελέτη της κινητικής δραστηριότητας σε ανθρώπινα υποκείμενα, είναι δυνατόν να γίνει αυτό σε πειραματόζωα. Με τη χρήση απεγκεφαλισμένων παρασκευασμάτων (ζώα στα οποία έχει αφαιρεθεί ο εγκεφαλικός φλοιός), κατέστη δυνατό να δειχθεί μια ποικιλία αντανακλαστικών μηχανισμών που δρουν τόσο για τη διατήρηση της σταθερότητας της στάσης όσο και για την παρακολούθηση του κέντρου βάρους. Ένα από αυτά είναι η **θετική υποστηρικτική αντίδραση** (positive supporting reaction). Εδώ, εάν το ζώο κρατιέται στον αέρα και πιέζεται το πέλμα του ενός ποδιού του, υπάρχει μια αντανακλαστική έκταση του αντίστοιχου άκρου. Αυτή η έκταση δρα για να υποστηρίξει το βάρος του σώματος και παρατηρείται σε νεογέννητα μωρά. Ομοίως, εάν το σώμα του ζώου ωθηθεί προς τα αριστερά, οι αλλαγμένες πιέσεις που αισθάνονται τα πόδια έχουν ως αποτέλεσμα την έκταση των άκρων στην αριστερή πλευρά και μια απόσυρση των δεξιών άκρων έτσι ώστε να μπορεί να διατηρηθεί μια όρθια στάση του σώματος. Αν το ζώο σπρώχνονταν στα δεξιά, τα άκρα στη δεξιά πλευρά θα εκτεινόταν. Αυτή είναι η **αντίδραση ταλάντωσης της στάσης του σώματος** (postural sway reaction).

Στο **αντανάκλαστικό διόρθωσης** (righting reflex), ένα απεγκεφαλισμένο ζώο που τοποθετείται στο πλάι θα κινήσει τα άκρα και το κεφάλι του σε μια προσπάθεια να ορθοποδήσει. Σε αυτή τη περίπτωση, η δερματική αίσθηση των άνισων πιέσεων στις δύο πλευρές του σώματος ξεκινά την αντανακλαστική δραστηριότητα. Άλλα αντανακλαστικά, που συμβάλλουν