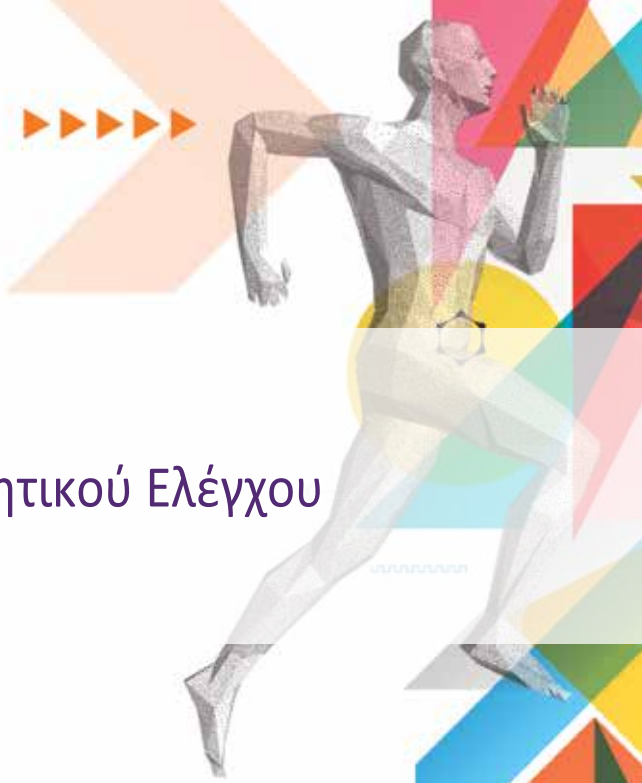


Φυσιολογία του Κινητικού Ελέγχου



ΜΑΘΗΣΙΑΚΟΙ ΣΤΟΧΟΙ

Μετά την ολοκλήρωση του κεφαλαίου ο αναγνώστης θα είναι σε θέση να:

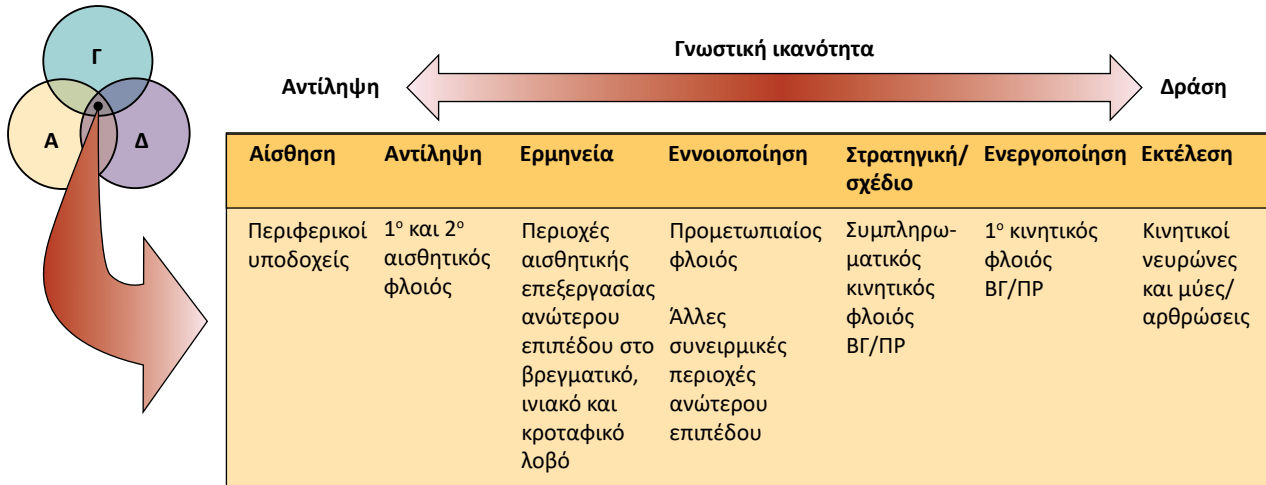
1. Συζητά για τις διαφορές μεταξύ της παράλληλης και της ιεραρχικής επεξεργασίας στον κινητικό έλεγχο και να παραθέτει τα αντίστοιχα παραδείγματα.
2. Περιγράφει τις ανατομικές συνδέσεις και λειτουργική συμβολή στον κινητικό έλεγχο κάθε βασικής εγκεφαλικής δομής (νωτιαίος μυελός, εγκεφαλικό στέλεχος, παρεγκεφαλίδα, βασικά γάγγλια και περιοχές του φλοιού).
3. Περιγράφει τις ηλεκτρικές ιδιότητες ενός δυναμικού ενέργειας και ενός δυναμικού ηρεμίας και τη διαδικασία της συναπτικής μετάδοσης.
4. Περιγράφει τα συστατικά στοιχεία του σωματοαισθητικού συστήματος, περιλαμβανομένων των αισθητικών υποδοχέων, των ανιουσών οδών και των ανώτερων κέντρων για την επεξεργασία των πληροφοριών από το σύστημα σχετικά με άλλες εισροές αισθητικών ερεθισμάτων.
5. Συζητά τα στοιχεία στις ραχιαίες και κοιλιακές οδούς στο οπτικό σύστημα και να εξηγεί τον ρόλο κάθε συστήματος για την οπτική επεξεργασία.
6. Συζητά για τη συνεισφορά των βασικών γαγγλίων, της παρεγκεφαλίδας, του κινητικού φλοιού και των κατιουσών οδών κατά τη διάρκεια εσωτερικά παραγόμενων και εξωτερικά εκλούμενων κινήσεων.

ΕΙΣΑΓΩΓΗ ΚΑΙ ΕΠΙΣΚΟΠΗΣΗ

Θεωρίες Κινητικού Ελέγχου και Φυσιολογία

Όπως έχει αναφερθεί στο Κεφάλαιο 1, οι θεωρίες για τον κινητικό έλεγχο δεν είναι απλώς μία συλλογή από έννοιες σχετικά με τη φύση και την αιτία της κίνησης. Πρέπει να λαμβάνουν υπόψη τα ευρήματα των σύγχρονων ερευνών σχετικά με τη δομή και τη λειτουργία του νευρικού συστή-

ματος. Η κίνηση προκύπτει από την αλληλεπίδραση μεταξύ των αντιληπτικών συστημάτων και των συστημάτων δράσης, ενώ η γνωστική ικανότητα επηρεάζει τα συστήματα αυτά σε πολλά και διαφορετικά επίπεδα. Μέσα σε κάθε ένα από τα συστήματα αυτά υπάρχουν πολλά επίπεδα επεξεργασίας, τα οποία απεικονίζονται στην Εικόνα 3.1. Για παράδειγμα, η αντίληψη μπορεί να θεωρηθεί ως μία πρόοδος μέσα από διάφορα επίπεδα επεξεργασίας. Κάθε στάδιο αντιστοιχεί σε συγκεκριμένες εγκεφαλικές δομές, οι οποίες επεξε-



Εικόνα 3.1 Μοντέλο της αλληλεπίδρασης μεταξύ των αντιληπτικών, γνωστικών και των διαδικασιών δράσης σχετικά με τον κινητικό έλεγχο. ΒΓ = βασικά γάγγλια, ΠΡ = παρεγκεφαλίδα.

γάζονται τις αισθητικές πληροφορίες σε διάφορα επίπεδα, από τα αρχικά στάδια της αισθητικής επεξεργασίας μέχρι τα αφαιρετικά επίπεδα της ερμηνείας και της αφομοίωσης στα ανώτερα επίπεδα του εγκεφάλου.

Ο έλεγχος της κίνησης επιτυγχάνεται μέσω της συνεργατικής προσπάθειας πολλών εγκεφαλικών δομών, οι οποίες οργανώνονται τόσο ιεραρχικό όσο και εν παραλλήλω. Αυτό σημαίνει ότι ένα σήμα μπορεί να επεξεργαστεί με δύο τρόπους. Ένα σήμα μπορεί να επεξεργαστεί ιεραρχικά, εντός των ανιόντων επιπέδων του κεντρικού νευρικού συστήματος (ΚΝΣ). Επιπλέον, το ίδιο σήμα μπορεί να επεξεργαστεί ταυτόχρονα σε πολλές και διαφορετικές εγκεφαλικές δομές, ενδεικτικό της παράλληλης κατανεμημένης επεξεργασίας. Η ιεραρχική επεξεργασία, σε συνδυασμό με την παράλληλη διανεμημένη επεξεργασία, λαμβάνει χώρα στα συστήματα της αντίληψης, της δράσης και της γνωστικής ικανότητας για τον κινητικό έλεγχο.

Όταν γίνεται αναφορά στην ιεραρχική επεξεργασία στο κεφάλαιο αυτό, περιγράφεται ένα σύστημα, στο οποίο τα ανώτερα κέντρα του εγκεφάλου ασχολούνται με ζητήματα αφαιρετικότητας της πληροφόρησης. Για παράδειγμα, εντός του αντιληπτικού συστήματος, η ιεραρχική επεξεργασία σημαίνει ότι τα υψηλότερα εγκεφαλικά κέντρα αφομοιώνουν ερεθίσματα από πολλές αισθήσεις και ερμηνεύουν την εισερχόμενη αισθητική πληροφόρηση. Όσον αφορά στην παράμετρο της δράσης του κινητικού ελέγχου, από τα υψηλότερα επίπεδα της εγκεφαλικής λειτουργίας διαμορφώνονται κινητικά σχέδια και στρατηγικές

για δράση. Συνεπώς, τα υψηλότερα κέντρα μπορεί να επιλέγουν τη συγκεκριμένη απόκριση για την επίτευξη μίας συγκεκριμένης δραστηριότητας. Στη συνέχεια στα κατώτερα επίπεδα επεξεργασίας γίνεται η λεπτομερής παρακολούθηση και ρύθμιση της εκτέλεσης της απόκρισης, προκειμένου αυτή να είναι η κατάλληλη για το δεδομένο πλαίσιο αναφοράς στο οποίο διεξάγεται. Τα γνωστικά συστήματα επικαλύπτονται με τα αντιληπτικά και τα συστήματα δράσης, και αφορούν στην επεξεργασία σε ανώτερα επίπεδα για την αντίληψη και τη δράση. Επιπλέον, πολλές δομές του εγκεφάλου (π.χ. ο νωτιαίος μυελός, το εγκεφαλικό στέλεχος, η παρεγκεφαλίδα και ο συνειρμικός φλοιός) διαθέτουν συστατικά στοιχεία που αφορούν στην αντίληψη και στη δράση.

Στην παράλληλη κατανεμημένη επεξεργασία το ίδιο σήμα επεξεργάζεται ταυτόχρονα σε πολλές και διαφορετικές εγκεφαλικές δομές, αν και για διαφορετικούς σκοπούς. Για παράδειγμα, η παρεγκεφαλίδα και τα βασικά γάγγλια επεξεργάζονται ταυτόχρονα την κινητική πληροφόρηση από ανώτερα επίπεδα, πριν την αποστείλουν πίσω στον κινητικό φλοιό για την έναρξη της δράσης. Η παράλληλη επεξεργασία ανευρίσκεται επίσης εντός της ίδιας νευρικής οδού, όπου οι ομάδες νευρώνων αναμεταδίδουν υπολογισμούς ταυτόχρονα για την αύξηση της ταχύτητας και της αξιοπιστίας των πληροφοριών που επεξεργάζονται από το ΚΝΣ. Ένα όφελος από την παράλληλη επεξεργασία είναι ότι η βλάβη σε μια συγκεκριμένη περιοχή του εγκεφάλου, ή οδού, δεν έχει ως αποτέλεσμα απαραίτητως την ολική έκπτωση της

νευρικής λειτουργίας. Συνεπώς, η λειτουργικότητα, ή η συμπεριφορά, διατηρούνται εν μέρει, ή ακόμη και επανέρχονται μετά τη δομική αναδιοργάνωση των σχετικών νευρικών οδών (Pearson & Gordon, 2013).

Στο κεφάλαιο αυτό γίνεται ανασκόπηση των διεργασιών που διέπουν την παραγωγή της ανθρώπινης κίνησης. Στην πρώτη ενότητα παρουσιάζεται μία γενική επισκόπηση των συστατικών στοιχείων του ΚΝΣ και της δομής και λειτουργίας του νευρώνα, της βασικής μονάδας του ΚΝΣ. Στις υπόλοιπες ενότητες συζητούνται με περισσότερη λεπτομέρεια η νευροανατομία (τα βασικά κυκλώματα) και η φυσιολογία (η λειτουργία) των συστημάτων σχετικά με την παραγωγή και τον έλεγχο της κίνησης. Στη συνέχεια παρουσιάζεται η νευροανατομία και η φυσιολογία του έλεγχου της κίνησης από την αντίληψη, στη γνωστική ικανότητα και τη δράση, λαμβάνοντας υπόψη ότι συχνά είναι δύσκολο να καταλάβει κάποιος πότε τελειώνει το ένα και αρχίζει το άλλο.

Επισκόπηση της Εγκεφαλικής Λειτουργίας

Η εγκεφαλική λειτουργία που διέπει τον κινητικό έλεγχο τυπικά διαιρείται σε πολλαπλά επίπεδα επεξεργασίας, στα οποία περιλαμβάνονται ο νωτιαίος μυελός, το εγκεφαλικό στέλεχος (μεσεγκέφαλος προμήκης μυελός και γέφυρα), η παρεγκεφαλίδα (η οποία κάποιες φορές περιλαμβάνεται μαζί με τον προμήκη και τη γέφυρα του εγκεφαλικού στελέχους ως μέρους του οπισθίου εγκέφαλου) και ο προσθιόκεφαλος, ο οποίος περιλαμβάνει τον εγκεφαλικό φλοιό, τον θάλαμο, τον υποθάλαμο, τα βασικά γάγγλια, την αμυγδαλή και τον ιππόκαμπο (Amaral, 2000; Patton et al., 1989).

Νωτιαίος Μυελός

Στο χαμηλότερο επίπεδο της ιεραρχίας αντίληψης/δράσης βρίσκεται ο νωτιαίος μυελός. Τα κυκλώματα του νωτιαίου μυελού ασχολούνται με την αρχική αντίληψη και επεξεργασία της σωματοαισθητικής πληροφόρησης (από τους μυς, τις αρθρώσεις και το δέρμα) και τον αντανάκλαστικό και εκούσιο έλεγχο της στάσης και της κίνησης μέσω των κινητικών νευρώνων. Στο επίπεδο της επεξεργασίας στον νωτιαίο μυελό αναμένεται να υπάρχουν αρκετά απλές σχέσεις μεταξύ της εισροής αισθητικών ερεθισμάτων και της εκροής κινητικών ερεθισμάτων. Στο επίπεδο του νωτιαίου

μυελού εντοπίζεται η οργάνωση των αντανάκλαστικών, των πιο στερεοτυπικών αντιδράσεων στα αισθητικά ερεθίσματα, και των βασικών καμπτικών και εκτατικών προτύπων των μυών σχετικά με τις κινήσεις των κάτω άκρων, όπως είναι το λάκτισμα και η βάδιση (Amaral 2000; Kandel, 2000b).

Ο Sherrington (1906) αποκαλούσε τους κινητικούς νευρώνες του νωτιαίου μυελού «τελική κοινή οδό», αφού είναι το τελευταίο επίπεδο επεξεργασίας πριν από την έναρξη της μυϊκής ενεργοποίησης. Στην Εικόνα 3.2Α φαίνεται η ανατομική άποψη του νευρικού συστήματος με τον νωτιαίο μυελό τοποθετημένο ουραία. Στην Εικόνα 3.2Β παρουσιάζεται ένα αφαιρετικό μοντέλο του νευρικού συστήματος με τον νωτιαίο μυελό (τμηματικά νωτιαία δίκτυα) τοποθετημένο στη βάση της ιεραρχίας, μαζί με τις πολλές παράλληλες οδούς του. Σύμφωνα με την άποψη αυτή οι αισθητικοί υποδοχείς αντιπροσωπεύονται από το κουτί «προσαγωγή ερεθίσματα» και στέλνουν πληροφορίες (αντιπροσωπεύονται από τα λεπτά τόξα) στον νωτιαίο μυελό (τμηματικά νωτιαία δίκτυα) και σε ανώτερα τμήματα του εγκεφάλου. Μετά την επεξεργασία σε πολλά επίπεδα, περιλαμβανομένων και των τμηματικών νωτιαίων δικτύων, η εκροή ερεθισμάτων (αντιπροσωπεύεται από τα παχιά βέλη) διαμορφώνει τη δραστηριοποίηση των σκελετικών μυών.

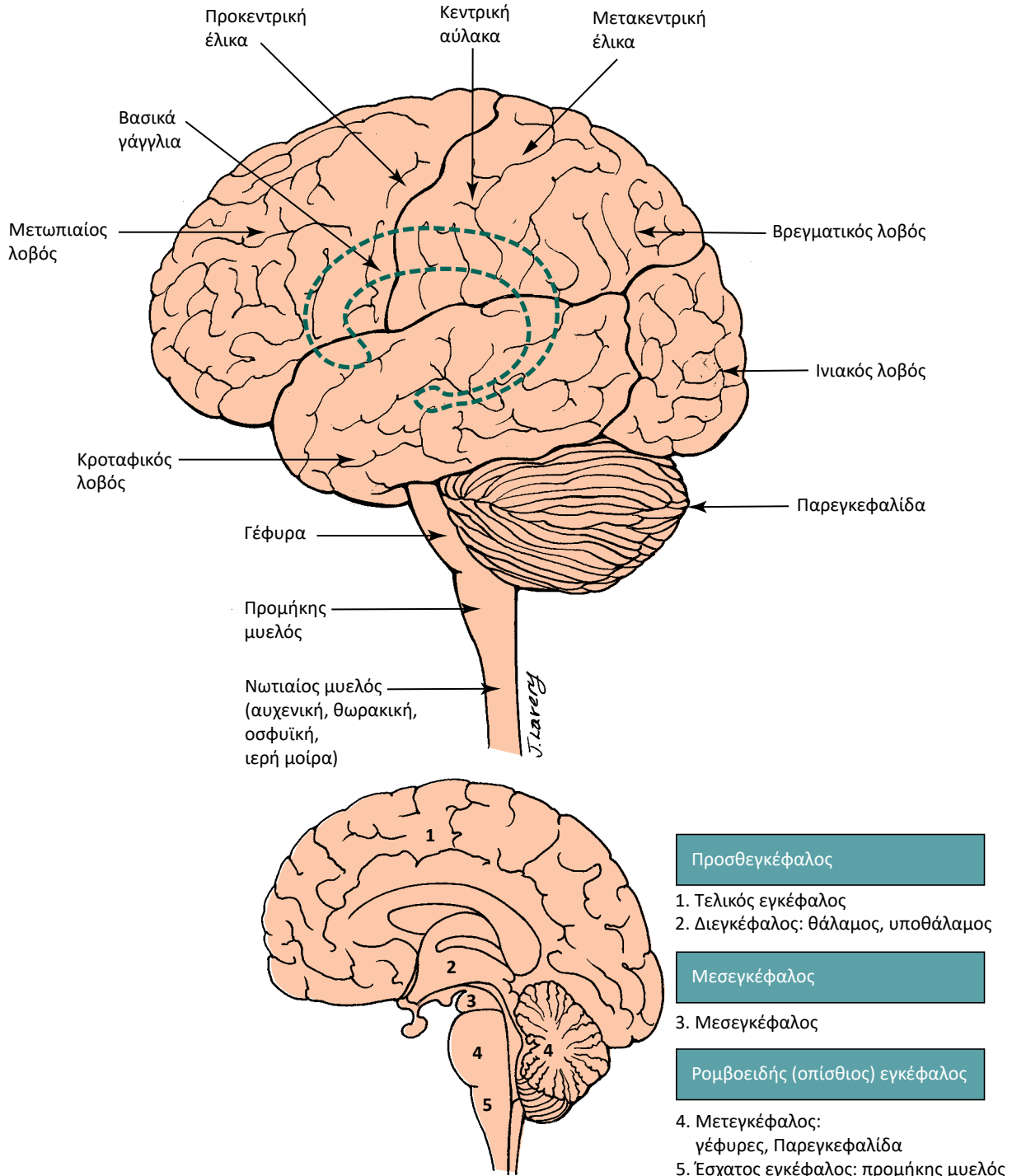
Εγκεφαλικό Στέλεχος

Ο νωτιαίος μυελός εκτείνεται κεφαλικά για να ενωθεί με το επόμενο επίπεδο νευρωνικής επεξεργασίας, το εγκεφαλικό στέλεχος. Το εγκεφαλικό στέλεχος περιέχει σημαντικούς πυρήνες σχετικά με τον έλεγχο της στάσης και της κίνησης, όπως είναι οι αιθουσαίοι πυρήνες, ο ερυθρός πυρήνας και οι δικτυωτοί πυρήνες. Περιέχει επίσης ανιούσες και κατιούσες οδούς, οι οποίες μεταδίδουν αισθητικές και κινητικές πληροφορίες προς άλλα τμήματα του ΚΝΣ. Το εγκεφαλικό στέλεχος υποδέχεται σωματοαισθητικά ερεθίσματα από το δέρμα και τους μυς της κεφαλής, όπως και αισθητικά ερεθίσματα από το αιθουσαίο και οπτικό σύστημα. Επιπλέον, οι πυρήνες του εγκεφαλικού στελέχους ελέγχουν την εκροή ερεθισμάτων προς τον αυχένα, το πρόσωπο και τους οφθαλμούς, και είναι κρίσιμα στοιχεία για τη λειτουργία της ακοής και της γεύσης. Στην πραγματικότητα, όλες οι κατιούσες κινητικές οδοί, εκτός από το φλοιονωτιαίο δεμάτιο, εκβάλλουν από το εγκεφαλικό στέλεχος. Τέλος, ο δικτυω-

τός σχηματισμός είναι ένα ευρέως κατανεμημένο δίκτυο από ελεγκτικούς ευωδοτικούς και ανασταλτικούς νευρώνες, ο οποίος εκτείνεται από το ουραίο τμήμα του μεσεγκέφαλου ως τη γέφυρα και τον προμήκη μυελό. Ο δικτυωτός σχηματισμός ρυθμίζει την κίνηση (μυϊκός τόνος και αμοιβαίες κινήσεις κάμψης-έκτασης και δεξιά-αριστερά), όπως και την κατάσταση της

εργήγορης και της επίγνωσης, (Amaral, 2000; Brownstone & Chorek, 2018).

Σύμφωνα με τη ανατομική άποψη (Εικόνα 3.2A) το εγκεφαλικό στέλεχος διαιρείται (ουραία προς κεφαλικά) στον προμήκη, τη γέφυρα και τον μεσεγκέφαλο, ενώ σύμφωνα με το αφαιρετικό μοντέλο (Εικόνα 3.2B) υπάρχουν συνδέσεις εισροής ερεθισμάτων με τον νωτιαίο μυελό και ανώτερα κέντρα



Εικόνα 3.2 (A) Η ανατομική άποψη του νευρικού συστήματος.

(παρεγκεφαλίδα και κινητικός φλοιός) και κινητικοί οδοί που οδηγούν πίσω στον νωτιαίο μυελό.

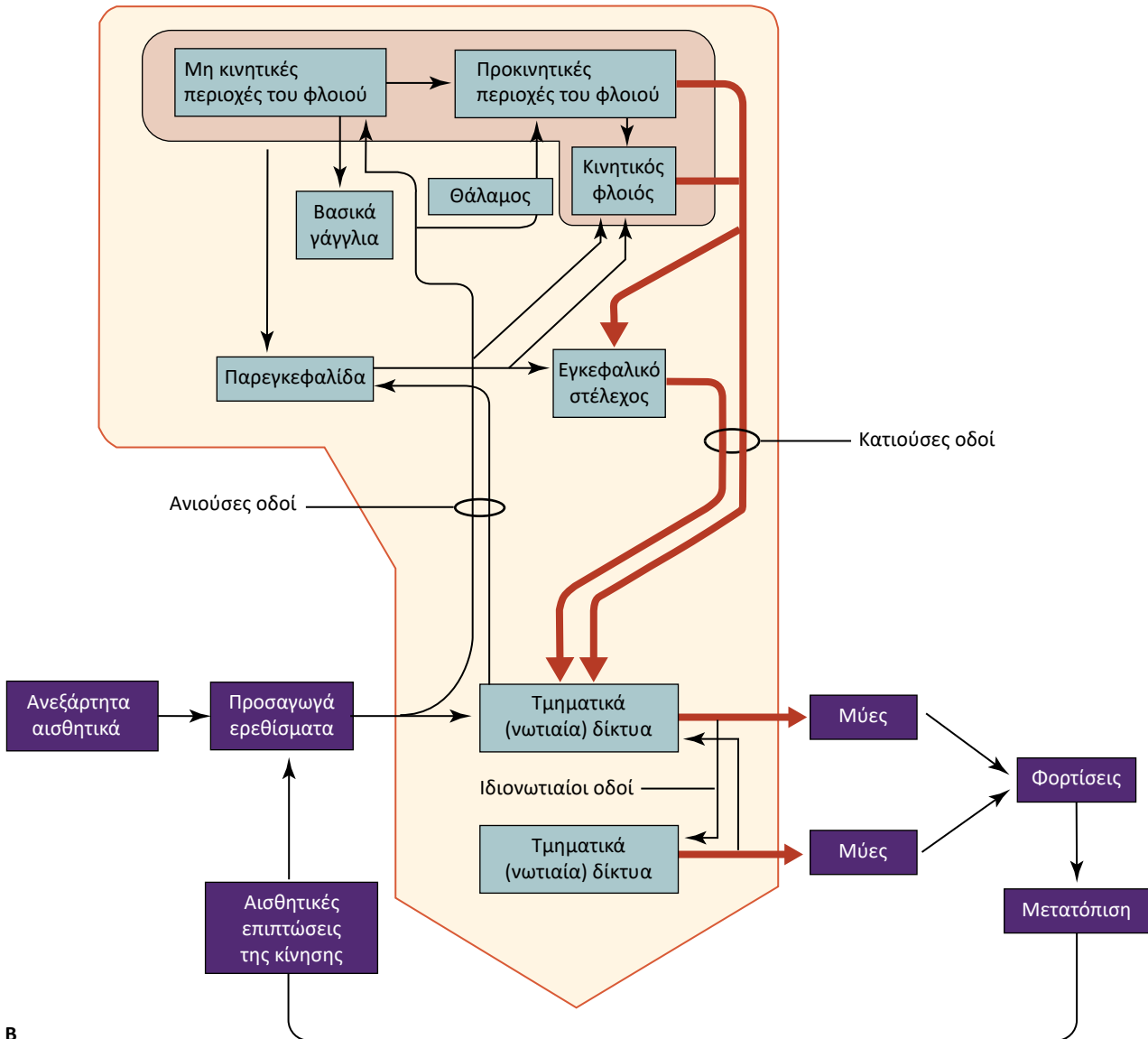
Παρεγκεφαλίδα

Η παρεγκεφαλίδα βρίσκεται πίσω από το εγκεφαλικό στέλεχος (Εικόνα 3.2A) και συνδέεται με αυτό μέσω δεματίων γνωστά ως «σκέλη». Όπως φαίνεται από την Εικόνα 3.2B η παρεγκεφαλίδα υποδέχεται ερεθίσματα από τον νωτιαίο μυελό (που τις παρέχουν ανατροφοδότηση για τις κινήσεις) και από τον εγκεφαλικό φλοιό (που της παρέχουν πληροφορίες για τον σχεδιασμό των κινήσεων), ενώ στέλνει ερεθίσματα στο εγκεφαλικό στέλεχος. Η παρεγκεφαλίδα επιτελεί πολλές

σημαντικές λειτουργίες για τον κινητικό έλεγχο. Μία είναι να προσαρμόζει τις κινητικές απαντήσεις μέσω της σύγκρισης της σκοπούμενης κίνησης με τα αισθητικά σήματα, και στη συνέχεια να ανανεώνει τις κινητικές εντολές εφόσον αυτές αποκλίνουν από την επιθυμητή τροχιά. Η παρεγκεφαλίδα επίσης διαμορφώνει την δύναμη και το εύρος τροχιάς των κινήσεων και συμμετέχει στην κινητική εκμάθηση (από την απλή μάθηση μέχρι πιο περίπλοκες μορφές μάθησης).

Διεγκέφαλος

Το επόμενη τμήμα (προς κεφαλική κατεύθυνση) είναι ο διεγκέφαλος (διάμεσος εγκέφαλος) (Εικόνα



Εικόνα 3.2 (B) Ένα αφαιρετικό μοντέλο του νευρικού συστήματος. (Προσαρμοσμένο από Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM. Eds. *Principles of neuroscience*. 3rd ed. New York: Elsevier, 1991:8; Figure 1-2.).

3.2A), ο οποίος περιέχει τον θάλαμο και τον υποθάλαμο. Ο θάλαμος επεξεργάζεται τις περισσότερες από τις πληροφορίες προς τον φλοιό από τις πολλές και παράλληλες οδούς εισροής ερεθισμάτων (από τον νωτιαίο μυελό, την παρεγκεφαλίδα και το εγκεφαλικό στέλεχος. Αυτές οι οδοί παραμένουν διαχωρισμένες κατά την επεξεργασία στον θάλαμο και κατά τη διάρκεια της εκροής των ερεθισμάτων προς τα διάφορα τμήματα του εγκεφαλικού φλοιού (Kandel, 2000b). Μια συγκεκριμένη περιοχή του θαλάμου, ο κινητικός θάλαμος, εμπεριέχει τους θαλαμικούς πυρήνες, οι οποίοι εντοπίζονται κυρίως στην κοιλιακή θαλαμική περιοχή και είναι γλουταμανεργικοί. Ο κινητικός θάλαμος διασυνδέεται με κινητικές περιοχές του φλοιού και υποδέχεται προσαγωγές ίνες κυρίως από τα βασικά γάγγλια (δικτυωτή μοίρα της μέλαινας ουσίας και έσω τμήμα της ωχράς σφαίρας), την παρεγκεφαλίδα (οδοντωτός και διάμεσος πυρήνα) και από τους δικτυωτούς θαλαμικούς πυρήνες και από το άνω διδύμιο, τον σκελογεφυρικό πυρήνα και τον σωματισθητικό νωτιαίο μυελό. Η λειτουργία του κινητικού θαλάμου εικάζεται ότι σχετίζεται με διεργασίες κινητικής μάθησης και ελέγχου της στάσης και της κίνησης (Bosch-Bouju και συν., 2013).

Εγκεφαλικά Ημισφαίρια (Εγκεφαλικός Φλοιός και Βασικά Γάγγλια)

Προς τα πάνω βρίσκονται τα εγκεφαλικά ημισφαίρια, στα οποία περιλαμβάνονται ο εγκεφαλικός φλοιός και τα βασικά γάγγλια. Τα βασικά γάγγλια βρίσκονται στη βάση του εγκεφαλικού φλοιού και υποδέχονται ερεθίσματα από τις περισσότερες περιοχές του εγκεφαλικού φλοιού, ενώ αποστέλλουν ερεθίσματα πίσω στον εγκεφαλικό φλοιό μέσω του θαλάμου. Κάποιες από τις λειτουργίες των βασικών γαγγλίων αφορούν σε γνωστικές παραμέτρους του κινητικού ελέγχου, όπως είναι ο σχεδιασμός των κινητικών στρατηγικών (Kandel, 1991).

Ο εγκεφαλικός φλοιός (Εικόνα 3.2A) συχνά θεωρείται ως το ανώτατο επίπεδο της ιεραρχίας του κινητικού ελέγχου. Οι βρεγματικές και προκινητικές περιοχές, μαζί με άλλα τμήματα του νευρικού συστήματος, ασχολούνται με τον εντοπισμό στόχων στον χώρο, την επιλογή μίας πορείας δράσης και με τον προγραμματισμό των κινήσεων. Οι προκινητικές περιοχές αποστέλλουν ερεθίσματα κυρίως στον κινητικό φλοιό (Εικόνα 3.2B), ο οποίος με τη σειρά του στέλνει εντολές στο εγκεφαλικό στέλεχος μέσω φλοιογεφυρικών και φλοιοβολβι-

κών προβολών και προς τον νωτιαίο μυελό μέσω του φλοιονωτιαίου συστήματος. Οι φλοιογεφυρικές ίνες που εκβάλλουν από τον μετωπιαίο λοβό εδραιώνουν μια έμμεση επικοινωνία με το ετερόπλευρο ημισφαίριο της παρεγκεφαλίδας – μέσω του μέσου εγκεφαλικού σκέλους – μετά την αναμετάδοση προς τους γεφυρικούς πυρήνες για τον συντονισμό των σχεδιασμένων κινητικών λειτουργιών (Rea, 2015).

Βάσει της ύπαρξης αυτών των διαφόρων υποσυστημάτων σχετικά με τον κινητικό έλεγχο είναι ξεκάθαρο ότι το νευρικό σύστημα είναι οργανωμένο τόσο ιεραρχικά όσο και «εν παραλλήλω». Συνεπώς, τα υψηλότερα επίπεδα ελέγχουν δεν επηρεάζουν μόνο τα επόμενα επίπεδα προς τα κάτω, αλλά επίσης δρουν ανεξάρτητα στους νευρώνες του νωτιαίου μυελού. Με αυτόν τον συνδυασμό ιεραρχικού και παράλληλου ελέγχου επιτρέπεται μία κάποια επικάλυψη των λειτουργιών έτσι, ώστε το ένα σύστημα να μπορεί να αναλάβει από το άλλο, αν αυτό απαιτηθεί από τις συνθήκες της δραστηριότητας ή του περιβάλλοντος. Επιτρέπεται έτσι μία συγκεκριμένη ποσότητα ανάρρωσης από τη νευρολογική βλάβη, μέσω της χρήσης εναλλακτικών οδών.

Για την καλύτερη κατανόηση της λειτουργίας των διαφορετικών επιπέδων του νευρικού συστήματος, ας εξετάσουμε μία συγκεκριμένη ενέργεια και τις οδούς του νευρικού συστήματος που συμμετέχουν στον σχεδιασμό και την εκτέλεσή της, όπως είναι να γεμίσει κάποιος ένα ποτήρι με γάλα από το κουτί. Από την περιφέρεια έρχονται αισθητικά ερεθίσματα σχετικά με το τι συμβαίνει γύρω από το άτομο, που είναι το άτομο στον χώρο και που είναι οι αρθρώσεις ή μία σχετικά με την άλλη, οπότε διαμορφώνεται ένας χάρτης του σώματος στον χώρο. Επιπλέον, από την αισθητική πληροφόρηση παρέχονται κρίσιμες πληροφορίες για τη δραστηριότητα υπό εκτέλεση: πόσο μεγάλο είναι το ποτήρι, τι μέγεθος έχει το κουτί με το γάλα και πόσο βαρύ είναι. Από τα ανώτερα κέντρα στον φλοιό καταστρώνεται ένα σχέδιο δράσης βάσει των πληροφοριών αυτών σε σχέση με τον στόχο: η προσέγγιση του κουτιού με το γάλα.

Βάσει του αισθητικού χάρτη το άτομο καταστρώνει ένα κινητικό σχέδιο (χρησιμοποιώντας, πιθανώς, τον βρεγματικό και τον συμπληρωματικό και προκινητική φλοιό). Το σχέδιο περιλαμβάνει την προσέγγιση του κουτιού με το γάλα εμπρός από το άτομο. Το σχέδιο αυτό αποστέλλεται στον κινητικό φλοιό και καθορίζονται οι μυϊκές ομάδες. Το σχέδιο αποστέλλεται επίσης στην παρεγκεφα-