

Midollo spinale e manifestazioni toniche di origine centrale

Autor(en): **Di Giorgio, Anna Maria**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie Suisse des Sciences Medicales = Bollettino dell' Accademia Svizzera delle Scienze Mediche**

Band (Jahr): **5 (1949)**

Heft 2-3

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-309167>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Istituto di Fisiologia Umana dell'Università di Torino

Midollo spinale e manifestazioni toniche di origine centrale

Da Anna Maria Di Giorgio

La questione relativa al tono muscolare in sè ed ai meccanismi che lo regolano appare ancor oggi così ricca di interrogativi da indurre a non trascurare qualsiasi accorgimento sperimentale che offra possibilità di chiarire qualcuno fra i punti oscuri che tale argomento presenta.

La attività che i muscoli scheletrici esplicano ad es. nella fissazione dei vari segmenti di un arto in un determinato atteggiamento (tono posturale) come pure l'attività che interviene durante un movimento spontaneo o riflesso (e che non può venire scissa dalla precedente poichè trova in quella il suo substrato) sono la risultante di impulsi di vario ordine agenti su un medesimo centro: il motoneurone spinale.

A questa che è da considerare la «via comune finale» (*Sherrington*) convergono impulsi che hanno la loro origine alla periferia (da propriocettori muscolari, da recettori tendinei, articolari, cutanei, ecc.) e impulsi provenienti da centri soprasegmentali quali il cervelletto, gli emisferi cerebrali, le formazioni mesencefaliche, ecc. Il midollo spinale può agire quale centro attivo in rapporto agli eccitamenti ad esso confluenti dalla periferia (centro riflesso) e quale meccanismo di conduzione — funzione in un certo senso secondaria — in rapporto agli impulsi derivanti dalle strutture nervose superiori.

È possibile che in quest'ultimo caso, oltre alla funzione di trasmissione, il midollo giunga ad esplicare anche una attività sua propria? Ricerche di vario ordine consentono oggi di rispondere affermativamente a tale quesito: il midollo spinale — secondo noi — non costituisce soltanto una inerte via di trasmissione degli impulsi tonici ai motoneuroni, ma in determinate condizioni funzionando quasi da centro in sottordine, può manifestare una caratteristica autonomia. Infatti le alterazioni toniche (e motorie) provocate nei muscoli da una innervazione asimmetrica vestibolare, cerebellare, mesencefalica o cerebrale persistono nei muscoli stessi dopo la loro separazione — mediante un taglio trasverso del midollo — dai centri nervosi superiori: il tratto isolato di midollo può

continuare ad estrinsecare o a sostenere alla periferia l'azione iniziata dai centri superiori.

Prima di procedere all'esame dei dati che ci hanno condotto al concetto sopra esposto, è opportuno qualche rilievo inerente al metodo adottato nelle ricerche.

Le indagini sul tono muscolare già di per sè complesse, sono talora rese meno chiare dal fatto che il termine «tono» è riferito indifferentemente a stati o livelli tonici diversi (ipertonie, ipotonie o livello tonico normale) e le conclusioni relative ad uno di questi stati tonici sono spesso considerate estensibili alle altre manifestazioni toniche. D'altro lato i vari metodi impiegati per la valutazione della attività tonica muscolare, in quanto impegnano in maggior o minor grado gli stessi muscoli in esame, possono condurre a deduzioni non sempre generalizzabili. Il tono di un muscolo, isolato da ogni rapporto con gli altri muscoli, non è ad es. identificabile col tono presente quando è attivo anche il muscolo antagonista o sono conservati i rapporti con tutti i gruppi muscolari appartenenti a quel determinato segmento corporeo. La attività di un arto, a riposo, è differente a seconda delle condizioni in cui l'arto stesso viene esaminato: se appoggiato al suolo la sua attività globale è la risultante di una serie di riflessi che mancano invece allorchè l'arto, nell'animale tenuto sollevato, non è a contatto col piano d'appoggio.

Quest'ultima è una condizione particolarmente favorevole quando si richieda dai muscoli una attività minima o nei casi in cui per particolari circostanze sperimentali, come ad es. dopo il taglio del midollo, sia di per sè notevolmente ridotta. Nel decubito dorsale o nella posizione verticale del corpo – essendo il capo simmetrico rispetto al tronco – nell'animale perfettamente tranquillo, senza tentativi di difesa o di raddrizzamento, l'atteggiamento degli arti rispetto al tronco e dei singoli segmenti fra loro, a prescindere dal substrato anatomico, è la risultante dell'azione della gravità, dello stato di attività dei vari muscoli sinergici e del loro equilibrio con gli antagonisti. Nell'animale integro, gli arti dei due lati hanno una posizione uguale. A questo atteggiamento simmetrico si accompagnano reazioni pure simmetriche. Stimoli lievi sul muso o sulla regione addominale (linea mediana) possono provocare una risposta identica dai due lati (o varia, ma senza regola). Se invece vi è una lesione unilaterale in uno dei centri tonogeni (ad es., come ha dimostrato *Gilberto Rossi*, ablazione anche limitata del neocerebellum) l'atteggiamento degli arti a riposo risulta asimmetrico: uno di essi appare più flesso dell'altro o nelle varie articolazioni o in quelle prossimali (spalla, anca). La forma e la entità di tali asimmetrie sono in rapporto con la localiz-

zazione della lesione centrale e con la sua estensione. Lesioni anche molto limitate possono provocare asimmetrie nette. I fenomeni motori conseguenti a stimoli di modica intensità sono pure asimmetrici: da un lato la reazione è più pronta e più energica che dall'altro (*G. Rossi, A. M. Di Giorgio*), i riflessi tonici (labirintici e del collo) non risultano speculari come nell'animale integro (*G. Simonelli e A. M. Di Giorgio*), e tipicamente modificati sono anche vari riflessi di stazione (*G. Rossi et A. M. Di Giorgio*).

Le asimmetrie toniche sopra descritte, integrate o meno da quelle motorie, costituiscono di per sè un segno inequivocabile e fondamentale di alterazioni toniche unilaterali e non sono sostituibili da altri segni. Tali asimmetrie possono essere bensì associate a manifestazioni più imponenti quando la lesione centrale è notevole, ma possono anche costituire l'unica manifestazione di lesioni unilaterali del cervelletto o della corteccia cerebrale, allorchè queste sono limitate e superficiali. Per il fatto che le asimmetrie in parola sono rilevabili oltre che in condizioni di livello tonico generale piuttosto elevato (o pressochè normale) anche in stati di generalizzata ipotonia, esse sono apparse le più adatte per svelare, dopo il taglio del midollo spinale, la esistenza di differenze anche lievi fra il tono degli arti dei due lati, differenze che con altri metodi, per le particolari condizioni funzionali delle formazioni midollari sottostanti al taglio, non si sarebbero potute cogliere.

Ciò premesso analizziamo i dati sperimentali che mettono in luce l'influenza sulla funzionalità del midollo, esplicita dal cervelletto, dalle formazioni tonogene mesencefaliche, dal labirinto e dalla corteccia cerebrale.

Cervelletto. Una lesione limitata ad un emisfero cerebellare ed implicante il Crus I o il Crus II ed il l. paramediano nei cani, oppure singole lamelle delle Cura o del l. paramediano nei conigli e nelle cavie, provoca evidenti asimmetrie posturali e reazioni motorie asimmetriche localizzate, in maniera assoluta o prevalente, negli arti anteriori o in quelli posteriori a seconda della zona lesa. Il successivo taglio del midollo spinale effettuato anche dopo qualche ora, non abolisce le asimmetrie negli arti innervati dal midollo isolato: queste sono ancora rilevabili per brevissimo tempo immediatamente dopo la sezione midollare, dileguano nel periodo di choc (per qualche ora nei conigli e nelle cavie, per 1-2 giorni nei cani) e riaffiorano poi gradualmente con i caratteri primitivi, associate a riflessi spinali differenti dai due lati per prontezza ed entità. Però nel periodo successivo alla sezione del midollo, prima che si stabiliscano profondi fatti di choc, è possibile provocare la ricomparsa delle asimmetrie negli arti mediante stricnina, adrenalina o anche con una moderata iperventila-

zione artificiale che aumenta l'eccitabilità neuromuscolare (*A. M. di Giorgio*). I fenomeni asimmetrici tonici e motori spinali sembra abbiano carattere persistente: ciò risulta soprattutto dalle ricerche nei piccioni (*E. Manni*). Questi animali si prestano meglio dei cani e dei conigli a tale tipo di indagini per la breve durata dello choc spinale e per le evidenti reazioni degli arti dopo il taglio del midollo. In conseguenza di lesioni del lobo medio (in una metà laterale) coinvolgente da 3 a 5 lamelle senza giungere in profondità, si manifesta di solito, a riposo, una marcata maggiore flessione nella zampa omolaterale alla lesione con dita più divaricate che dall'altro lato. La coda in qualche caso è deviata in senso opposto alla lesione. Dopo il taglio del midollo nel tratto superiore della regione toracica, appena dileguato lo choc che è molto breve, ricompare la primitiva asimmetria degli arti e ciò anche se l'intervallo fra le due operazioni è sensibilmente ridotto (30 min.). Gli animali spinali lasciati poi sopravvivere (fino a 4 settimane dopo il taglio del midollo) conservano — salvo qualche temporaneo e precoce fatto di inversione — la asimmetria originaria che può tutt'al più essere turbata dalla comparsa di un certo grado di ipertonìa tardiva. I riflessi spinali sono asimmetrici: di solito quelli flessori sono più pronti nell'arto che a riposo presenta maggiore flessione.

Differenze di posizione fra gli arti dei due lati, dopo la sola lesione cerebellare, si hanno anche nei riguardi della rigidità cadaverica (*G. Rossi*), ed è altresì caratteristica la sua distribuzione e la diversa entità dai due lati (*F. de Carli*). Ad es. nelle cavie con limitate lesioni cerebellari (del l. anso-paramediano di un lato) la rigidità cadaverica ha inizio negli arti omolaterali (con precedenza in quello anteriore), partendo dalle articolazioni prossimali. Anche quando ha interessato tutti i territori muscolari resta per 1-2 ore più intensa dal lato della lesione. In animali con alterata attività cerebellare, resi poi spinali e sacrificati dopo alcune ore, la rigidità cadaverica, pur insorgendo come di regola in questi arti più tardivamente che a midollo integro, ha egualmente un comportamento asimmetrico (inizio nell'arto omolaterale alla lesione centrale).

Vari quesiti si sono venuti affacciando in conseguenza di questi risultati.

L'azione che il cervelletto esplica sul midollo è diretta o non piuttosto si esplica tramite l'attività cerebrale o quella di formazioni mesencefaliche come ad es. del nucleo rosso?

In cani talamici, mesencefalici o con sezione completa del tronco cerebrale dietro ai corpi quadrigemini posteriori, la successiva lesione unilaterale del cervelletto determina ancora tipiche asimmetrie toniche:

queste non vengono soppresse dalla sezione del midollo spinale (eseguita 40-90 min. dopo).

Il cervelletto non richiede quindi nè l'intervento del telencefalo, nè delle formazioni mesencefaliche per indurre nel midollo modificazioni funzionali a carattere persistente.

Lo stabilirsi di asimmetrie spinali è in qualche modo in rapporto con impulsi afferenti dai recettori muscolari, articolari, tendinei, ecc.?

Dato che una lesione cerebellare induce cambiamenti nel tono muscolare, non era infatti da escludere che dai recettori dei muscoli interessati partissero impulsi afferenti di diversa entità da gruppi muscolari omologhi dei due lati e che proprio da questi dipendessero le asimmetrie spinali. Tale punto è stato chiarito da esperimenti in animali con arti deafferentati. In cani con sezione intradurale delle radici posteriori, si stabiliscono egualmente negli arti deafferentati tipiche differenze di atteggiamento per effetto di una lesione cerebellare (*A. M. di Giorgio e P. Menzio*). Le asimmetrie persistono anche dopo che il tratto di midollo deafferentato è isolato dai centri superiori (*A. M. di Giorgio*). La rigidità cadaverica, nonostante la deafferentazione e la sezione del midollo, si stabilisce in maniera asimmetrica, come negli animali con innervazione afferente integra.

Un segmento isolato di midollo che conservi soltanto rapporti efferenti con determinati territori muscolari è pertanto ancora in grado di estrinsecare su questi una certa attività tonica che è appunto rivelata dalla presenza di asimmetrie. Ciò contrasta con le affermazioni di alcuni AA. (*S. Tower*) sulla mancanza di attività autoctona tonica di segmenti di midollo deafferentati e isolati centralmente.

Nucleo rosso e formazioni mesencefaliche. In stretto rapporto col cervelletto e quale struttura di primaria importanza per la regolazione del tono è considerato il N. rosso. La soppressione unilaterale di questa formazione nervosa può dar luogo a fatti asimmetrici persistenti nell'animale spinale. Infatti in animali mesencefalici (cani, cavie) la successiva ablazione di una metà laterale del mesencefalo (N. rosso compreso) provoca l'insorgenza di una maggior estensione negli arti corrispondenti al lato leso, associata in questi a reazioni motorie più pronte e più vivaci. Dopo il taglio del midollo spinale (intervallo di 1-4 ore) la asimmetria benchè attenuata persiste; i riflessi flessori sono asimmetrici con prevalenza nell'arto controlaterale alla lesione mesencefalica (*E. Manni*).

Questa azione delle formazioni mesencefaliche sul midollo non si esplica tramite l'attività cerebellare poichè si manifesta con i medesimi caratteri in animali previamente decerebellati (*E. Manni*).

Asimmetrie di origine vestibolare. Un altro centro tonogeno importante

è rappresentato dai Nuclei vestibolari la cui attività è precipuamente sostenuta dagli impulsi provenienti dai recettori ampollari e maculari del labirinto (tono labirintico di *Ewald*). La soppressione unilaterale di questi impulsi provoca, come è noto, evidenti modificazioni unilaterali del tono muscolare, associate in un primo tempo a manifestazioni dinamiche più o meno imponenti a seconda della specie animale. Anche se queste sono in atto, ma meglio allorchè sono attenuate, si possono rilevare nell'animale tranquillo, tenuto in posizione dorsale o verticale nette differenze di atteggiamento fra gli arti dei due lati. Il taglio trasverso del midollo spinale effettuato nelle cavie dopo 30 min. 3-4 o 20 giorni dalla emislabyrinthizzazione, provoca solo una transitoria scomparsa delle asimmetrie in coincidenza col periodo di choc. Queste riaffiorano poi con l'aspetto primitivo, ma più attenuate. Tardano tanto più a comparire quanto più lungo (nei limiti di tempo esposti sopra) è l'intervallo fra la distruzione del labirinto ed il taglio del midollo. Nei cani non si sono ottenuti fatti dimostrativi. Questi sono apparsi invece netti nei piccioni (*L. Giulio*). Sia dopo emislabyrinthizzazione come dopo distruzione anche di uno solo o di due canali semicircolari da un lato, la zampa corrispondente appare ipotonica mentre l'altra è in netto atteggiamento flessorio presentando anche le reazioni (in flessione) più pronte o più ampie. Tali asimmetrie toniche e motorie sono rilevabili nettamente nel piccione reso poi spinale (dopo 1-3-4 giorni dalla lesione labirintica). La differenza di posizione fra le due zampe si presenta anche in rigidità cadaverica.

Corteccia cerebrale. - Aree estrapiramidali. Una deficiente innervazione unilaterale da aree estrapiramidali - lesione della corteccia parieto-temporale o temporale od anche occipitale (in zone estravisive) - determina nei cani nette asimmetrie posturali degli arti. Tali effetti tonici non sono condizionati dall'area motoria perchè si manifestano anche se questa è in precedenza asportata bilateralmente. Nelle cavie una simile azione tonica si manifesta per ablazione unilaterale della corteccia nell'ambito del $\frac{1}{3}$ posteriore di un emisfero, ma soprattutto per ablazione del $\frac{1}{3}$ medio (superficie dorsale o dorsolaterale). Gli arti dal lato opposto alla lesione sono più estesi e abdotti di quelli omolaterali. Dopo il taglio del midollo spinale, al dileguare dello choc, riaffiorano le differenze di tono negli arti in rapporto col midollo isolato, e i riflessi spinali sono più pronti e più evidenti controlateralmente alla lesione cerebrale (*A. Alella*).

L'azione di queste varie zone corticali si esplica sul midollo indipendentemente dal cervelletto: il comportamento delle asimmetrie in animali previamente privati di quest'organo è infatti analogo a quello descritto sopra (*E. Manni*). Nè sono necessari per lo stabilirsi di asimmetrie

«spinali» gli impulsi afferenti dalla periferia poichè si presentano anche in animali con arti previamente deafferentati (*A. M. di Giorgio e P. Menzio*).

La analogia con i fenomeni tonici di origine cerebellare è evidente: però le manifestazioni ora descritte sono più nette e più pronte a comparire di quelle cerebellari.

La forma delle asimmetrie di origine cerebrale si è dimostrata suscettibile di modificazioni per effetto del raffreddamento corporeo o della narcosi non solo in animali a midollo integro (*G. Pestellini e C. Vannocci*: inversione delle asimmetrie a 26° C di temperatura corporea nelle cavie), ma anche dopo il taglio del midollo spinale e presso a poco allo stesso grado di ipotermia. Parallelamente subiscono una inversione anche le asimmetrie nei riflessi spinali (*A. Alella*).

Le differenze di posizione fra gli arti dei due lati riaffiorano dopo la morte, durante l'instaurarsi della rigidità cadaverica. Tanto a midollo integro (*F. de Carli*) come nell'animale spinale la rigidità compare per prima negli arti controlaterali alla primitiva lesione cerebrale, con inizio di solito alla articolazione prossimale.

Area motoria. Gli arti presentano una netta asimmetria tonica nei cani anche per effetto di una lesione superficiale e circoscritta nell'ambito dell'area motoria. Nelle cavie evidenti fatti tonici asimmetrici intervengono per ablazione, da un lato, della corteccia antero-mediale nella quale sono distribuiti i punti motori per gli arti e per la muscolatura del collo. Dopo sezione del midollo spinale, dileguato lo choc, ricompaiono le primitive asimmetrie posturali associate a riflessi differenti dai due lati per prontezza ed entità (*A. Alella*). La azione che l'area sensitivo-motoria esplica sul midollo non è subordinata alla attività cerebellare, nè alla influenza degli impulsi provenienti dalla periferia (presenza di asimmetrie spinali in animali previamente decerebellati - *E. Manni* - o con arti deafferentati - *A. M. di Giorgio*).

Vi è un evidente parallelismo fra gli effetti delle lesioni dell'area sensitivo-motoria e quelli delle aree estrapiramidali sopra esaminate, ma è da domandarsi se ciò dipenda dal contingente estrapiramidale presente nella prima.

Il significato dell'area motoria è stato considerato anche in rapporto allo choc spinale da *McCouch* e da *Fulton*. La depressione della attività riflessa in seguito al taglio del midollo che caratterizza lo choc, coinvolgendo principalmente i riflessi estensori, è ritenuta conseguente alla improvvisa soppressione degli eccitamenti continui provenienti dai centri nervosi superiori (*Sherrington*). Nell'uomo e nei primati superiori avrebbero notevole importanza al riguardo gli eccitamenti dal tratto cortico-

spinale, nel gatto invece quelli dal tratto vestibolo-spinale e forse reticolo-spinale (*Fulton, Liddell e Rioch*). In cani, gatti e scimmie con lesione della zona motoria di un lato e successiva sezione del midollo spinale, il riflesso flessorio ricompare per primo nell'arto contralaterale alla lesione mentre in questo medesimo arto il riflesso patellare è meno ampio che nell'altro (*McCouch*). In varie specie di scimmie con previa lesione dell'area motoria, lo choc spinale risulta di entità diversa dai due lati: i riflessi ricompaiono per primi nell'arto controlaterale alla lesione corticale iniziando dal segmento prossimale. L'entità della asimmetria nei riflessi spinali dipende dall'intervallo di tempo fra la lesione centrale ed il taglio del midollo, dallo sviluppo dell'area motoria, dalla rapidità di ripresa dei movimenti dopo la sola lesione corticale. In certe scimmie però non si hanno fatti asimmetrici dopo il taglio del midollo spinale. La emidecerebrazione dà fenomeni analoghi ma più evidenti. La emisezione del midollo seguita da una sezione completa sottostante, provoca egualmente asimmetrie nello choc spinale. Pur con riflessi asimmetrici, raramente è stato però rilevato un potenziale d'azione diverso nelle due metà del midollo (derivazione dal tratto dorsale del midollo – *McCouch, Hughes, Stewart*).

Esorbiterebbe dall'argomento del presente lavoro una digressione sullo choc spinale e sul significato che questi reperti hanno in rapporto ad esso. A noi interessa rilevare come questi dati collimino con i nostri in quanto dimostrano la persistenza di una attività muscolare asimmetrica dopo che i territori muscolari in esame sono sottratti agli impulsi centrali. E se un giudizio sulla entità dello choc spinale può venire formulato in base alla prontezza con cui compaiono determinati riflessi, od alla loro ampiezza, ci troviamo di fronte a questo fatto di ordine generale: che lesioni unilaterali in centri sicuramente tonogeni o in strutture di significato fondamentale per il tono (labirinto) giungono a modificare – anche in completa esclusione delle arce piramidali – non solo il tono ma la stessa riflettività spinale così che ciascuno dei gruppi di impulsi da noi presi in esame verrebbe ad avere un significato non trascurabile in rapporto allo choc spinale.

Riassumiamo ora i dati in base ai quali si può affermare che le modificazioni toniche e motorie descritte dipendono dal midollo spinale e non da cambiamenti stabiliti negli effettori muscolari. A quest'ultima ipotesi, pur suggerita da alcuni dati relativi all'azione del cervelletto nell'animale a midollo integro (*Patrizi, Krestovnikoff, Castagnari, Krehl*), si oppone il fatto che le asimmetrie spinali si instaurano anche quando l'intervallo fra la lesione centrale ed il taglio del midollo è molto breve

(20–30 min.), e la possibilità di inversione spontanea o provocata (raffreddamento, narcosi) delle stesse asimmetrie spinali: plasticità questa che è caratteristica della attività nervosa. D'altra parte la curarizzazione profonda o la sezione delle radici spinali nel tratto di midollo sottostante al taglio trasverso (cani), la distruzione o la asportazione di questo medesimo tratto (cani, cavie, piccioni) aboliscono ogni differenza di posizione fra gli arti dei due lati comunque originariamente provocata. Ciò si verifica anche quando la asportazione del midollo isolato è effettuata dopo vario tempo dalla sezione trasversa di esso (oltre 3 settimane nei piccioni). Negli animali lasciati poi sopravvivere le asimmetrie non ricompaiono. Infine, partendo dal fatto che la completa curarizzazione negli animali integri consente ancora il passaggio nel midollo degli impulsi provenienti dai centri superiori (*F. Bremer*) mentre la trasmissione alla periferia è bloccata a livello della placca motrice, abbiamo effettuato in cani completamente curarizzati, una lesione unilaterale del cervelletto o della corteccia cerebrale, sezionando poi (dopo 20–40 min.) il midollo spinale alla regione toracica in modo da separare gli arti posteriori dai centri più elevati prima che da questi giungessero impulsi alla periferia. Col successivo dileguare della azione curarica sono comparse negli arti isolati, lievi ma tipiche differenze di posizione associate in qualche animale a riflessi asimmetrici. La origine di questa modificazione, difficilmente attribuibile alla placca motrice, non può essere riferita che al midollo spinale. L'autonomia del midollo assume quindi un significato più esteso di quello che emerge dalla consueta attività riflessa: esso sembra continuare e quasi sostituire la attività centrale o almeno alcuni aspetti di questa attività, ed è da presumere che una funzione analoga venga esplicata anche a midollo integro quando sia in atto una azione asimmetrica centrale¹).

Resta aperto il problema, per ora di difficile soluzione, sulla natura delle modificazioni funzionali del midollo e sulle strutture che vi sono implicate. Il fatto che lesioni in centri differenti conducano tutte a fenomeni di persistenza spinale, non significa che i vari impulsi agiscano sulle medesime strutture midollari. La azione – asimmetrica – di alcuni centri nervosi potrebbe direttamente influire su determinati motoneuroni, quella di altri (o forse anche di tutti) su determinati gruppi di neuroni internuciali, gruppi probabilmente diversi in rapporto alla differente origine degli eccitamenti.

¹) Su queste basi saranno da rivedere anche alcuni dati relativi ai rapporti fra il cervelletto e la corteccia cerebrale, e fra questa e la attività vestibolare, rapporti dedotti dal cambiamento di eccitabilità dei punti motori corticali per effetto di una lesione cerebellare o vestibolare. Al cambiamento nel valore della soglia potrebbero anche contribuire fatti di inibizione o di facilitazione a livello del midollo spinale.

Che la deficienza di alcuni eccitamenti di origine centrale possa porre fuori funzione (in maniera diretta od indiretta) un gruppo di motoneuroni in rapporto ad es. o con muscoli estensori o con quelli flessori, è l'ipotesi che per prima si affaccia e che potrebbe fornire l'interpretazione delle asimmetrie a midollo integro. Non si comprenderebbe però in tal caso come la successiva soppressione bilaterale di tutti gli impulsi centrali, soprattutto se effettuata a breve intervallo dalla primitiva lesione, e che dovrebbe condurre a modificazioni uguali dai due lati del midollo, lasci sussistere nella attività di questo asimmetrie che riescono a riaffiorare e ad affermarsi anche dopo la inibizione determinata dai fatti di choc.

Almeno in via provvisoria verrebbe fatto di ammettere che in seguito ad una alterata azione centrale intervengano bensì modificazioni circoscritte in un tratto laterale del midollo, ma che quivi si instauri immediatamente un «rimaneggiamento funzionale locale» (modificazioni in circuiti internuciali) condizionato dagli altri eccitamenti normali che confluiscono anche da questo lato del midollo. Il successivo taglio trasverso midollare non giungerebbe a sopprimere questo «adattamento» in quanto precedentemente stabilito, ma non consentirebbe fenomeni analoghi nella rimanente parte del midollo per la completa e simultanea abolizione di tutti gli impulsi centrali.

Da ciò deriva la asimmetria funzionale midollare che si traduce nell'animale spinale vivente, con manifestazioni toniche e motorie asimmetriche, e dopo la morte, con peculiari differenze, fra gli arti dai due lati, nella insorgenza, nella entità e nella distribuzione della rigidità cadaverica.

Riassunto

È preso in esame il problema dei rapporti fra l'attività di centri tonogeni superiori (cervelletto, corteccia cerebrale, nucleo rosso) e la funzionalità del midollo spinale. Quale espressione dell'azione tonica di questi centri sui muscoli è stata considerata la comparsa, in seguito a lesioni unilaterali dei centri stessi, di tipiche differenze fra gli arti dei due lati nell'atteggiamento a riposo e nelle reazioni motorie ai comuni stimoli meccanici o faradici di modica entità.

Da tutta una serie di indagini su cani, conigli, cavie e piccioni è risultato che i suaccennati fatti di asimmetria tonica e motoria degli arti non vengono aboliti dal taglio trasverso del midollo spinale: pur dileguando temporaneamente durante lo shock, ricompaiono al cessare di questo. Gli arti sottostanti al taglio del midollo presentano cioè ancora un atteggiamento asimmetrico tipico, e riflessi differenti per prontezza od entità dai due lati. Queste asimmetrie «spinali», che si manifestano

anche quando l'intervallo di tempo fra la lesione centrale ed il successivo taglio del midollo è molto breve, vengono abolite dalla curarizzazione profonda e dalla distruzione del tratto del midollo isolato.

L'azione del cervelletto sul midollo spinale non è subordinata alla presenza degli emisferi cerebrali, nè a quella del nucleo rosso: la persistenza «spinale» delle asimmetrie cerebellari negli arti si ha infatti anche nell'animale previamente reso talamico, mesencefalico o pontino.

D'altro lato gli effetti di una limitata lesione della corteccia cerebrale (ad es. zona parieto-temporale) persistono dopo il taglio del midollo anche in animali previamente privati del cervelletto.

Le asimmetrie da distruzione del nucleo rosso di un lato (in animali mesencefalici) si manifestano anche dopo decerebellazione.

Ognuno dei centri tonogeni sopraconsiderati è quindi in grado di esplicare indipendentemente dagli altri la sua azione sul midollo spinale.

Infine i suaccennati fenomeni di asimmetria tonica e motoria spinali non sono sostenuti da fatti periferici: ciò risulta dagli esperimenti in animali previamente deafferentati e da quelli in animali operati in piena azione curarica.

Questi dati, che richiamano anche i rilievi di *McCough, Fulton e Stewart* sullo shock spinale, stanno a dimostrare come il midollo spinale non sia una semplice ed inerte via di conduzione degli eccitamenti dai centri superiori ai muscoli, ma – almeno nel caso in cui tali eccitamenti sono asimmetrici – come una formazione nervosa suscettibile di modificazioni funzionali persistenti anche dopo la sua separazione dai centri nervosi superiori. Sotto tale aspetto il midollo spinale può mantenere da solo nei muscoli (se più o meno a lungo sarà da verificare) il quadro primitivamente creato dalla innervazione asimmetrica dei centri tonogeni superiori.

Zusammenfassung

Es werden die Beziehungen zwischen der Aktivität der höheren, den Tonus regulierenden Zentren (Kleinhirn, Cortex, Nucleus ruber) und der Funktion des Rückenmarks besprochen. Als Ausdruck der tonischen Wirkung dieser Zentren auf die Muskulatur betrachtet man das Auftreten von typischen Unterschieden in der Haltung der Extremitäten der einen gegenüber der andern Seite nach Läsionen dieser Zentren selber, und zwar sowohl im Ruhezustand als auch während des Ablaufs von motorischen Reaktionen nach mechanischen und schwachen faradischen Reizen.

Aus einer ganzen Serie von Versuchen an Hunden, Kaninchen, Tauben und Meerschweinchen geht hervor, daß diese tonischen und motorischen

Phänomene an den Extremitäten nach der Durchtrennung des Rückenmarks nicht aufgehoben werden. Sie verschwinden während des Shocks vorübergehend, um nach dessen Aufhebung wieder zu erscheinen. Die unterhalb der Durchtrennungslinie liegenden Extremitäten zeigen immer noch eine typische asymmetrische Haltung, und die Reflexe der einen Seite unterscheiden sich durch ihre Geschwindigkeit und Intensität von derjenigen der andern Seite. Diese «spinalen» Asymmetrien, die sich auch dann zeigen, wenn der Zeitraum zwischen der zentralen Läsion und der Durchtrennung des Rückenmarks sehr kurz ist, werden durch intensives Curarisieren und durch die Zerstörung des isolierten Rückenmarksegmentes aufgehoben. Der Einfluß des Kleinhirns auf das Rückenmark ist weder von der Anwesenheit der Großhirnhemisphären noch von derjenigen des Nucleus ruber abhängig. Die «spinale» Persistenz der cerebellären Asymmetrien der Extremitäten wird auch bei jenen Tieren beobachtet, deren Gehirn vorher bis auf den Thalamus oder das Mesencephalon oder die Brücke entfernt wurde.

Andererseits bleiben die Wirkungen einer auf die Großhirnrinde beschränkten Läsion (z. B. auf die parieto-temporale Zone) auch nach der Durchtrennung des Rückenmarkes bei den vorher decerebellierten Tieren weiter bestehen.

Die durch die einseitige Zerstörung des Nucleus ruber ausgelösten Asymmetrien (bei den Mesencephalon-Tieren) zeigen sich auch nach Decerebellierung.

Jedes der oben beschriebenen tonogenen Zentren ist demnach in der Lage, unabhängig von den andern, einen Einfluß auf das Rückenmark auszuüben.

Die beschriebenen Asymmetriephänomene werden nicht durch periphere Faktoren beeinflusst: diese Tatsache geht aus den Versuchen an curarisierten Tieren und an solchen, deren afferente Bahnen unterbrochen wurden, hervor.

Diese Ergebnisse, die an die Resultate von *McCough*, *Fulton* und *Stewart* beim medullären Schock erinnern, zeigen, daß das Rückenmark nicht immer ein einfacher unselbständiger Verbindungsweg für die von den höheren Zentren zu den Muskeln führenden Reize ist, sondern zum mindesten in denjenigen Fällen, in denen solche Reize asymmetrisch sind, sich wie ein auf funktionelle Modifikationen empfindliches nervöses Organ verhält. Diese Modifikationen bestehen selbst nach seiner Trennung von den höheren Zentren weiter. Auf diese Weise kann das Rückenmark allein das muskuläre Bild aufrechterhalten (es bleibt zu bestimmen, für wie lange Zeit), das ursprünglich durch die asymmetrische Innervation von höheren tonogenen Zentren geschaffen wurde.

Résumé

On étudie les rapports entre l'activité des centres supérieurs réglant le tonus (cervelet, cortex cérébral, noyau rouge) et le fonctionnement de la moelle épinière. Comme manifestation de l'action tonique de ces centres sur les muscles, on a considéré l'apparition, à la suite de lésions unilatérales des centres eux-mêmes, de différences typiques entre l'attitude des membres d'un côté et de l'autre, aussi bien au repos qu'au cours d'une réponse motrice aux excitations mécaniques ou faradiques de faible intensité.

Il résulte de toute une série d'expériences sur des chiens, des lapins, des cobayes et des pigeons, que ces phénomènes d'asymétrie tonique et motrice des membres ne sont pas abolis par la section transversale de la moelle épinière: ils disparaissent temporairement pendant le choc, et réapparaissent au moment où celui-ci cesse. Les membres situés au-dessous de la section médullaire présentent encore une attitude asymétrique typique, et des réflexes différant par leur rapidité ou leur intensité d'un côté à l'autre. Ces asymétries «spinales» qui se manifestent aussi lorsque le laps de temps écoulé entre la lésion centrale et la section de la moelle est très bref, sont abolies par un curarisation profonde et par la destruction du segment de moelle isolé.

L'action du cervelet sur la moelle épinière n'est pas subordonnée à la présence des hémisphères cérébraux, ni à celle du noyau rouge: la persistance «spinale» des asymétries cérébelleuses dans les membres s'observe également chez l'animal rendu préalablement thalamique, mésencéphalique ou pontin.

D'autre part, les effets d'une lésion limitée de l'écorce cérébrale (p. ex. de la zone pariéto-temporale) subsistent également après la section médullaire chez des animaux préalablement privés de cervelet.

Les asymétries dues à la destruction du noyau rouge d'un côté (chez les animaux mésencéphaliques) se manifestent également après décérébellation.

Chacun des centres tonogènes considérés ci-dessus est donc en mesure d'exercer indépendamment des autres son action sur la moelle épinière.

Enfin, les phénomènes d'asymétrie tonique et motrice décrits ci-dessus, ne sont pas influencés par des facteurs périphériques: cela résulte des expériences faites sur des animaux dont les voies afférentes ont été interrompues, et chez les animaux curarisés.

Ces données, qui rappellent également les résultats de *McCough*, *Fulton* et *Stewart* sur le choc médullaire, démontrent que la moelle épinière n'est pas toujours une voie de communication simple et inerte des excitations des centres supérieurs aux muscles, mais, au moins dans

le cas où de telles excitations sont asymétriques, se comporte comme un organe nerveux susceptible de modifications fonctionnelles persistant même après son isolement des centres supérieurs. De cette manière, la moelle épinière peut maintenir seule (il conviendra de vérifier pendant combien de temps) le tableau musculaire créé primitivement, par l'innervation asymétrique des centres tonogènes supérieurs.

Summary

A study has been made of the relationship between the activity of higher centres controlling the tonus (cerebellum, cerebral cortex, red nucleus) and the functioning of the spinal cord. The tonic action of these centres on the muscles is considered to be evidenced by the fact that unilateral lesions of the centres themselves are followed by the appearance of typical differences between the position of the members on one side of the body and on the other, both at rest and during a motor response to feeble mechanical or faradaic stimulation.

A whole series of experiments on dogs, rabbits, guinea pigs and pigeons has shown that these phenomena of tonic and motor asymmetry of the members are not abolished by transverse section of the spinal cord; they disappear temporarily while the shock lasts and reappear the moment it ceases. The members situated below the point of section of the medulla still present a typical asymmetric attitude and reflexes differing in rapidity or intensity from one side to the other. These «spinal» asymmetries, which are manifest even when the lapse of time between the central lesion and section of the cord is very brief, are abolished by intense curarization and by destruction of the isolated segment of cord.

The action of the cerebellum upon the spinal cord is not subordinate to the presence of the cerebral hemispheres nor to that of the red nucleus. The «spinal» persistence of these cerebellar asymmetries in the members is still observed when the animal has been previously rendered thalamic, mesencephalic or pontine.

On the other hand, the effects of a limited lesion of the cerebral cortex (e.g. of the parietotemporal zone) also persist after section of the medulla in animals from which the cerebellum has been previously removed.

Asymmetries due to destruction of the red nucleus on one side (in mesencephalic animals) still appear after decerebellation.

Each of the tonogenic centres considered above is thus in a position to exercise its action upon the spinal cord independently of the others.

Finally, the phenomena of tonic and motor asymmetry described above are not influenced by peripheral factors. This is shown by ex-

periments upon animals in which the afferent pathways have been interrupted and on curarized animals.

These facts, which also recall the results of *McCough*, *Fulton* and *Stewart* on medullary shock, demonstrate that the spinal cord is not always a simple and inert pathway for the transmission of impulses from the higher centres to the muscles, but, at least in cases where such impulses are asymmetric, behaves like a nervous organ capable of functional modifications persisting even after isolation from the higher centres. In this way, the spinal cord can maintain alone (for how long will have to be verified) the muscular picture initially created by asymmetric innervation from the higher tonogenic centres.