



# Przegląd układów ruchowych

## 18

### Zarys rozdziału

**Każdy obwodowy neuron ruchowy unerwia grupę włókien mięśniowych, tworząc jednostkę ruchową**

Obwodowe neurony ruchowe są rozmieszczone w sposób uporządkowany. Wyróżnia się trzy rodzaje włókien mięśniowych i trzy rodzaje jednostek ruchowych. Jednostki ruchowe dzieli się w zależności od ich wielkości.

**Układ kontroli funkcji ruchowych angażuje połączenia zarówno hierarchiczne, jak i równoległe**

Włókna związane z odruchami i programem ruchów dostarczają część bodźców do obwodowych neuronów ruchowych.

Ośrodkowe neurony ruchowe kontrolują obwodowe neurony ruchowe zarówno bezpośrednio, jak i pośrednio.

Kora kojarzeniowa, mózdzek i jądra podstawy modulują korę ruchową.

**Droga korowo-rdzeniowa rozpoczyna się i kończy w wielu różnych okolicach**

Aksony drogi korowo-rdzeniowej pochodzą z różnych okolic korowych.

Pierwszorzędowa kora ruchowa wysyła włókna zarówno do rdzenia kręgowego, jak i do pnia mózgu.

*Włókna korowo-rdzeniowe są kluczowe jedynie dla niektórych ruchów.*

*Uszkodzenie ośrodkowego neuronu ruchowego wywołuje charakterystyczny zespół objawów.*

Część ośrodkowych neuronów ruchowych zaopatruje jądra ruchowe nerwów czaszkowych.

Każdy człowiek ma prawie milion neuronów ruchowych, które kontrolują mięśnie. Bez nich nie byłaby możliwa żadna forma kontaktu ze światem zewnętrznym. Natomiast dzięki ich obecności człowiek wykonuje ogromną liczbę ruchów o różnej złożoności – od odruchów i ruchów zautomatyzowanych, takich jak ruchy posturalne, do ruchów charakterystycznych dla ludzi, zaangażowanych w takie funkcje jak mowa czy pisanie. Współdziałanie różnych struktur ośrodkowego układu nerwowego (OUN), umożliwiające tę zróżnicowaną aktywność ruchową, omówiono w rozdz. 18-20.

**Każdy obwodowy neuron ruchowy unerwia grupę włókien mięśniowych, tworząc jednostkę ruchową**

Obwodowe neurony ruchowe, które są miejscem docelowym dla dróg biegnących z OUN oraz połączeń

zaangażowanych w kontrolę ruchów, są zlokalizowane w rdzeniu kręgowym oraz pniu mózgu. Leżą w skupiskach odpowiadających poszczególnym mięśniom (zob. ryc. 10-10). Aksony obwodowych neuronów ruchowych opuszczają OUN jako korzeń brzuszny (lub korzeń ruchowy nerwów czaszkowych) i dzielą się na liczne gałęzie końcowe, rozmieszczone w ich docelowych mięśniach. Zakończenie każdego z tych włókien nerwowych na komórkach mięśniowych tworzy pojedynczą płytkę nerwowo-mięśniową (zob. ryc. 8-1 i 8-11). Jeden motoneuron wraz ze wszystkimi unerwianymi przez niego włóknami mięśniowymi tworzą **jednostkę ruchową**. Jednostki ruchowe są bardzo zróżnicowane pod względem wielkości, co wiąże się z różnorodnością ich funkcji – od wielkości jednostek ruchowych w danym mięśniu zależy precyzja jego ruchów. Na przykład jednostka ruchowa w mięśniu strzemiaczkowym obejmuje zaledwie 2 albo 3 włókna mięśniowe, w mięśniach gałkoruchowych – 10 włókien mięśniowych, w mięśniach dłoni – 100 włókien,

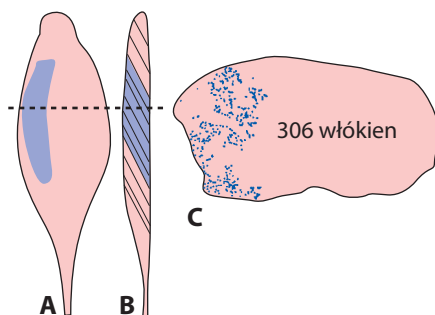
natomiast w dużym mięśniu antygravitacyjnym, jakim jest mięsień brzuchaty łydki – 1000 włókien mięśniowych (ryc. 18-1). Również w obrębie jednego mięśnia jednostki ruchowe mogą się różnić pod względem wielkości, a także cech funkcjonalnych.

### Obwodowe neurony ruchowe są rozmieszczone w sposób uporządkowany

Podobnie do organizacji w obrębie dróg czuciowych (zob. ryc. 10-22) oraz czuciowych obszarów korowych (zob. ryc. 3-30 i 17-29), w przypadku układu ruchowego istnieje uporządkowane ułożenie skupisk motoneuronów. Na przykład w rogu przednim rdzenia kręgowego motoneurony dla mięśni osiowych znajdują się przyśrodkowo w stosunku do mięśni dystalnych, a motoneurony dla zginaczy są zlokalizowane grzbietowo w stosunku do motoneuronów dla prostowników (ryc. 18-2). Takie rozmieszczenie motoneuronów dla mięśni proksymalnych i dystalnych odpowiada rozmieszczeniu dróg zstępujących, z których jedne są kluczowe dla ruchów posturalnych mięśni osiowych, a inne dla kontroli mięśni dystalnych (zob. ryc. 18-8).

### Wyróżnia się trzy rodzaje włókien mięśniowych i trzy rodzaje jednostek ruchowych

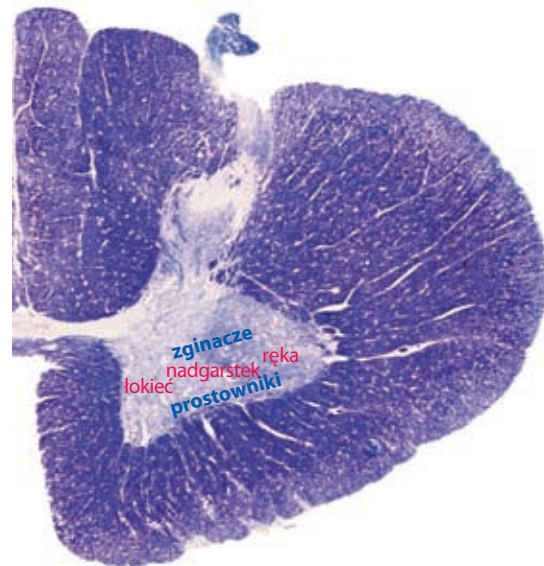
Bezkręgowce mają zarówno pobudzające, jak i hamujące neurony ruchowe, natomiast u kręgowców wszystkie obwodowe neurony ruchowe uwalniają acetylocholinę, działającą na receptory nikotynowe mięśni szkieletowych. Pojedynczy potencjał czynnościowy w aksonie neuronu obwodowego powoduje uwolnienie acetylocholiny z setek stref aktywnych znajdujących się w błonie presynaptycznej, prowadząc do powstania pojedynczego potencjału czynnościowego w obrębie włókna mięśniowego (zob. ryc. 8-10). To z kolei wywołuje skurcz



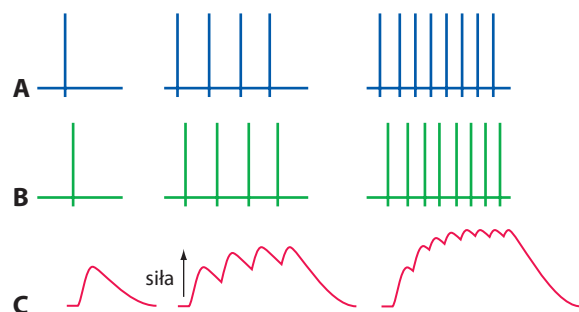
**Rycina 18-1** Włókna mięśniowe pojedynczej jednostki ruchowej (typu FR) w mięśniu brzuchatym łydki u kota. Ogólna lokalizacja grup włókien została zaznaczona ciemniejszym kolorem na rysunku przedstawiającym cały mięsień (A) oraz przekrój podłużny przez mięsień (B). Na przekroju poprzecznym mięśnia (C) każde włókno mięśniowe jednostki ruchowej jest zaznaczone w postaci kropki. (Na podstawie: Burke RE, Tsairis P: J Physiol 234: 749, 1973).

włókna mięśniowego. Dlatego siła powstała we włóknach mięśniowych u kręgowców jest odzwierciedleniem częstotliwości wyładowań motoneuronów – kolejne skurcze są efektem czasowego sumowania się pobudzających potencjałów postsynaptycznych (ryc. 18-3).

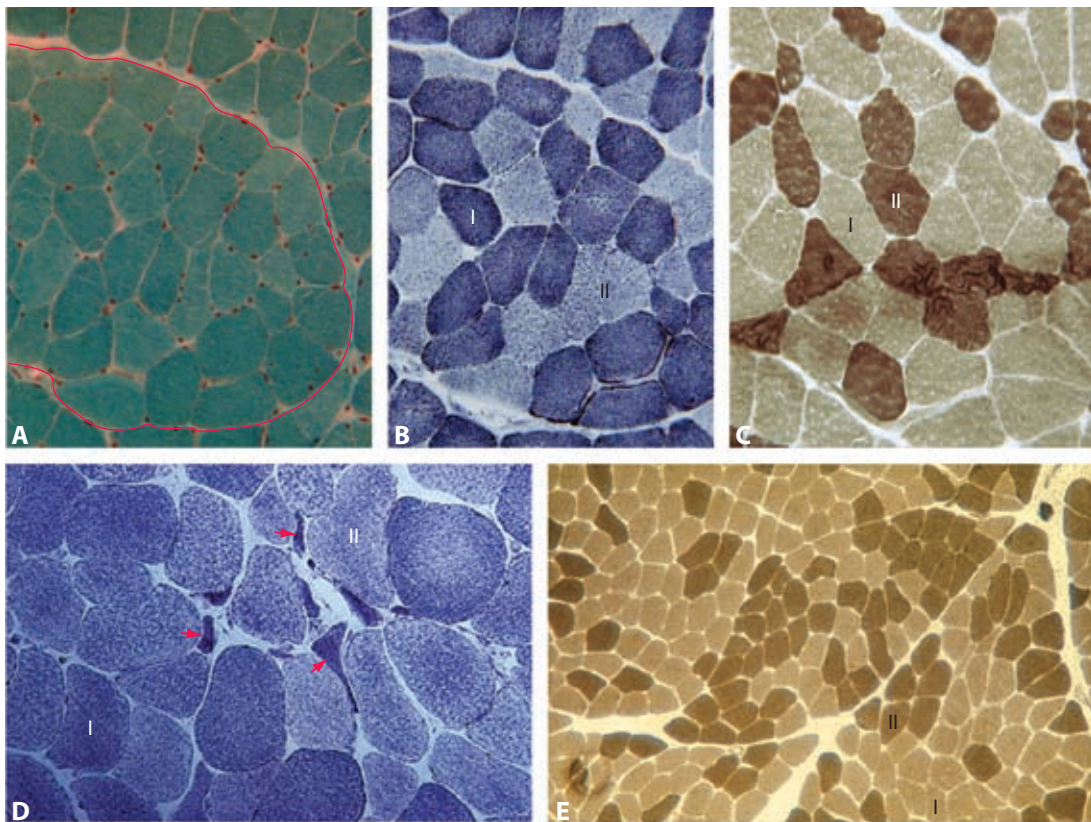
Sposób działania większości mięśni jest zróżnicowany i zależy od celu aktywności ruchowej. Na przykład skurcz mięśnia brzuchatego łydki jest słaby, ale długotrwały podczas stania w pozycji wyprostowanej, silniejszy podczas biegania (większość ludzi nie jest w stanie biec tak długo jak stać), natomiast podczas skoku skurcz mięśnia trwa bardzo krótko i jest wyjątkowo silny. Odpowiednio do tych różnych aktywności ruchowych istnieją trzy rodzaje włókien mięśni szkieletowych (ryc. 18-4), z których każdy tworzy jeden z trzech różnych typów jednostki ruchowej (ryc. 18-5). **Włókna czerwone (typ I)** są cienkie, zawierają bardzo liczne mitochondria, kurczą się słabo i wolno, ale mogą być utrzymywane w stanie skurczu przez długi czas. **Włókna białe (typ**



**Rycina 18-2** Rozmieszczenie neuronów ruchowych na poziomie C<sub>8</sub>. Duża liczba motoneuronów zaopatrujących mięśnie dystalne wyjaśnia boczne powiększenie rogu przedniego na tym poziomie.



**Rycina 18-3** Zależność pomiędzy potencjami czynnościowymi w obwodowych neuronach ruchowych (A), potencjami czynnościowymi we włóknie mięśniowym (B) i siłą wytworzoną przez włókno mięśniowe (C). (Na podstawie: Nolte J: Elsevier's integrated neuroscience, Philadelphia, 2007, Mosby Elsevier).



**Rycina 18-4** Prezentacja typów włókien na przekrojach poprzecznych ludzkiego mięśnia szkieletowego uzyskanego podczas biopsji i niektórych charakterystycznych zmian, które towarzyszą neuropatologii. **A**, Włókna mięśniowe, każde z jądrami (małe czerwone kropki) na obrzeżach, są zgrupowane w pęczki (barwienie trichromem Gomoriego); część jednego pęczka została obrysowana. **B**, Barwienie histochemiczne enzymów utleniających (dehydrogenaza NADH) obecnych w mitochondriach i siateczce sarkoplazmatycznej różnicuje włókna typu I (I) i typu II (II), które są bardziej lub mniej przypadkowo przemieszane ze sobą. **C**, Barwienie miofibrylarnej ATP-azy (pH 9,4), które również różnicuje włókna typu I (I) i typu II (II). **D**, Odnerwione włókna mięśniowe zanikają, stając się małe i kanciaste, co można zaobserwować na przekroju poprzecznym (strzałki). **E**, Następstwa częściowej utraty unerwienia włókien mięśniowych przez obwodowe neurony ruchowe, pozostałe obwodowe neurony ruchowe tworzą nowe zakończenia (reinerwacja), które ponownie unerwiają sąsiadujące włókna mięśniowe. Każde z włókien mięśniowych, które uzyskało ponowne unerwienie, nabiera takich właściwości fizjologicznych jak inne włókna w jego nowo organizującej się jednostce ruchowej, co powoduje, że poszczególne typy jednostek ruchowych nie są przypadkowo rozproszone, a raczej powstają skupiska włókien poszczególnych typów jednostek ruchowych. Rycina przedstawia takie takie grupowania się jednostek ruchowych różnych typów, co pokazano na małym powiększeniu w barwieniu ATP-azy (pH 9,4). (Za zgodą: dr Steven Ringel and Shelley Reed, University of Colorado Health Sciences Center).

**Ia i Ib**) są większe, zawierają stosunkowo niewielką liczbę mitochondriów, a ich skurcz następuje szybciej i ma większą siłę. Włókna białe typu Ib podczas skurczu wykorzystują niemal wyłącznie energię wytworzoną podczas glikolizy i bardzo szybko się męczą, natomiast włókna typu Ia wykorzystują połączenie metabolizmu tlenowego i glikolizy, a ich znużenie następuje znacznie później. Większość mięśni zawiera wszystkie trzy typy włókien przypadkowo wymieszane między sobą, ale w proporcjach, które zależą od głównej funkcji mięśnia\*.

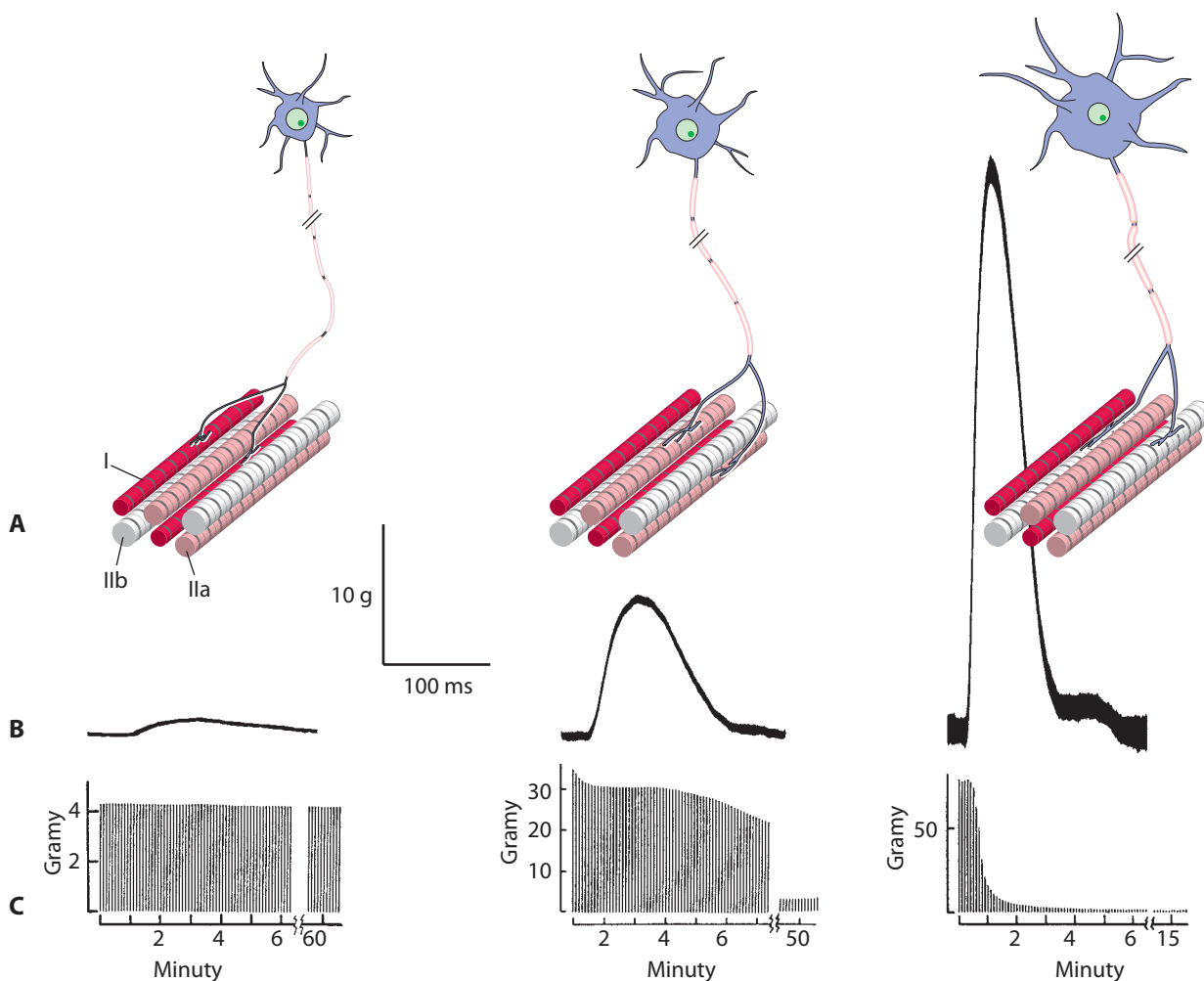
Wszystkie włókna mięśniowe w obrębie pojedynczej jednostki ruchowej są zbudowane z jednego typu włókien i dlatego wyróżnia się trzy typy jednostek ruchowych

(ryc. 18-5). Najmniejsze obwodowe neurony ruchowe unerwiają włókna typu I, największe motoneurony unerwiają włókna typu Ib, natomiast motoneurony pośredniej wielkości unerwiają włókna typu Ia. O właściwościach każdej jednostki ruchowej można wnioskować na podstawie właściwości włókien mięśniowych: **typ S** (*slow* – wolny skurcz) jednostek ruchowych wytwarza małą ilość siły przez długi czas, **typ FF** (*fast, fatigable* – szybki skurcz, podatne na zmęczenie) to jednostki, które wytwarzają dużą ilość siły przez krótki czas, natomiast **typ FR** (*fast, fatigue-resistant* – szybki skurcz, odporne na znużenie) wytwarza umiarkowaną ilość siły, która może być podtrzymana przez umiarkowaną ilość czasu (ryc. 18-5).

### Jednostki ruchowe dzieli się w zależności od ich wielkości

Powiązanie różnych typów włókien mięśniowych z motoneuronami o różnej wielkości jest podstawą prostego

\*Na przykład u plectwa domowego, które głównie stoi lub biega, a mało fruwa, ciemne mięso tworzy mięsień zawierający dużo włókien czerwonych, natomiast białe mięso to mięsień z dużą ilością białych włókien. U ptaków migrujących z kolei mięśnie wykorzystywane podczas lotu tworzą głównie mięso ciemne.



**Rycina 18-5** Jednostki ruchowe typu S (kolumna pierwsza), jednostki ruchowe typu FR (kolumna druga) i jednostki ruchowe typu FF (kolumna trzecia) w mięśniu brzuchatym łydki u kota, pokazano elementy anatomiczne (A), skurcz będący odpowiedzią na jeden bodziec (B) oraz odpowiedzi na sporadycznie występujące serie potencjałów czynnościowych (C). Wszystkie trzy rodzaje skurczu pokazano na tej samej skali przedstawiającej czas i siłę, która jest przedstawiona na rycinie B. (B i C, zmodyfikowano za: Burke RE et al.: J Physiol 234: 723, 1973).

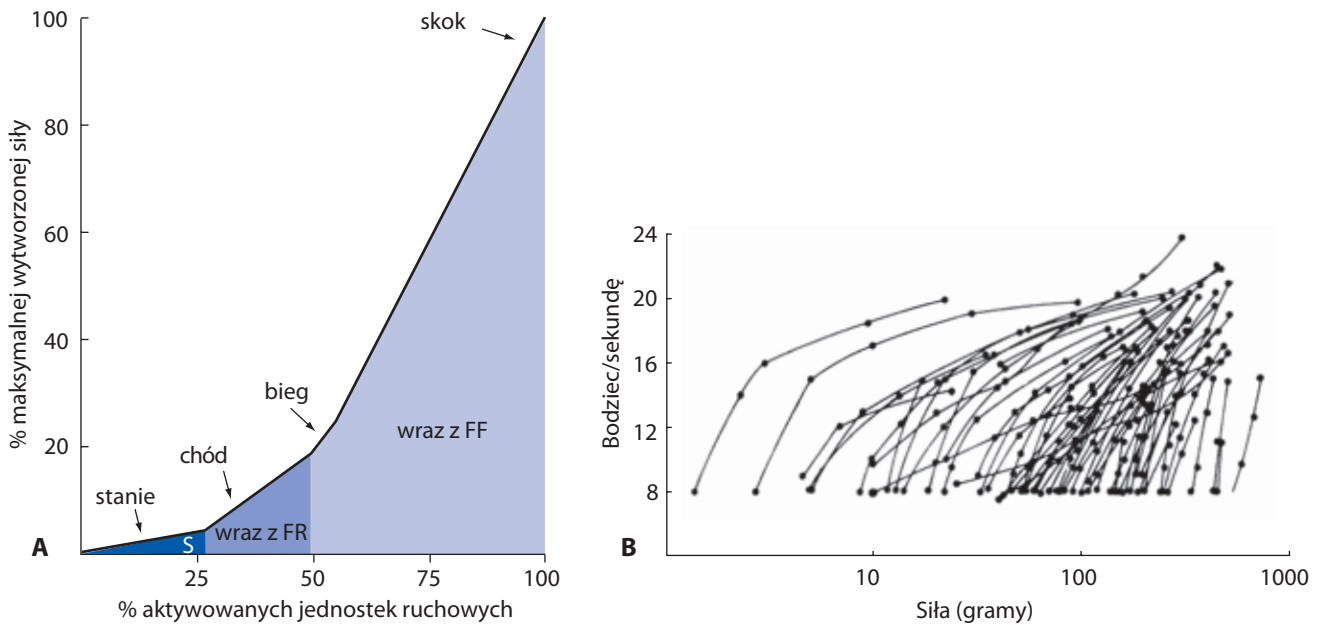
mechanizmu klasyfikowania i stopniowania siły skurczu mięśnia. Jeśli dwie komórki nerwowe mają taką samą gęstość kanałów na powierzchni ich błony komórkowej, mniejszy z tych dwóch neuronów będzie miał mniejszą całkowitą liczbę kanałów i większy opór elektryczny błony komórkowej. Dlatego ta sama ilość potencjału elektrycznego spowoduje większą zmianę potencjału błony komórkowej w mniejszej komórce nerwowej, czyniąc ją bardziej pobudliwą. Gdy pobudzenie synaptyczne docierające do rogów przednich zwiększa się, motoneurony osiągają próg w kolejności zgodnej ze wzrastającą się wielkością (**zasada wielkości**). Jednostki typu S są pobudzane jako pierwsze i kiedy wyładowania elektryczne pojawiają się coraz częściej, dołączają do nich jednostki typu FR. Kiedy jednostki FR zwiększają częstotliwość swoich wyładowań, dołączają także jednostki typu FF. Ta sekwencja jest niezbędna, aby siła skurczu mięśnia zwiększała się płynnie, zaczynając od niewielkiego wzrostu z poziomu napięcia spoczynkowego mięśnia, a kończąc na krótkich maksymalnych skurczach (ryc. 18-6). Dzieje się to automatycznie

i dotyczy wszystkich ruchów, przy czym aktywowane są komórki o coraz większej średnicy w trzech typach jednostek ruchowych.

### Układ kontroli funkcji ruchowych angażuje połączenia zarówno hierarchiczne, jak i równoległe

Układy, które mają istotny wpływ na poziom aktywności obwodowych neuronów ruchowych, można bardzo ogólnie podzielić na trzy częściowo pokrywające się klasy (ryc. 18-7):

1. Zintegrowany układ połączeń neuronalnych.
2. Drogi zstępujące, które modulują aktywność neuronów ruchowych; modulacja ta zachodzi w sposób zarówno bezpośredni, jak i pośredni poprzez wpływ na zintegrowane podsystemy nerwowe. Łącznie wszyst-



**Rycina 18-6** Zaangażowanie poszczególnych typów jednostek ruchowych ułożone według wielkości. **A**, Graficzne przedstawienie przyrostu siły skurczu mięśnia brzuchatego łydki u kota podczas normalnej aktywności ruchowej, gdy w kolejne rodzaje aktywności ruchowej są angażowane kolejne, coraz większe jednostki. **B**, Wyładowania elektryczne 60 jednostek ruchowych w mięśniu przedramienia u człowieka (mięsień prostownik palców) podczas skurczu izometrycznego ze zwiększającą się siłą; każda linia reprezentuje pojedynczą jednostkę ruchową. Wytwarzanie siły wzrasta, gdy w poszczególnych jednostkach wyładowania są znacznie szybsze, a jednocześnie aktywowane są kolejne jednostki ruchowe. Warto zauważyć, że skala wzrostu siły jest logarytmiczna i te jednostki, które stają się aktywne w późniejszym okresie skurczu mięśnia, dostarczają większych przyrostów siły. (**A**, zmodyfikowano z: Walmsley B, Hodgson JA, Burke RE: *J Neurophysiol* 41: 1203, 1978. **B**, za: Monster AW, Chan H: *J Neurophysiol* 40: 1432, 1977).

kie komórki nerwowe, które dają początek drogom zstępującym, to **obwodowe neurony ruchowe**.

- Wyższe ośrodki, które wpływają na aktywność dróg zstępujących.

Uszkodzenie ośrodkowego lub obwodowego neuronu ruchowego (albo mięśnia) powoduje słabość, a także charakterystyczny zespół objawów i dysfunkcji. Uszkodzenie wyższych ośrodków również wywołuje charakterystyczne dysfunkcje ruchowe (np. ruchy mimowolne, niezborność ruchów, trudność rozpoczęcia ruchu), ale nie towarzyszy mu osłabienie siły mięśni.

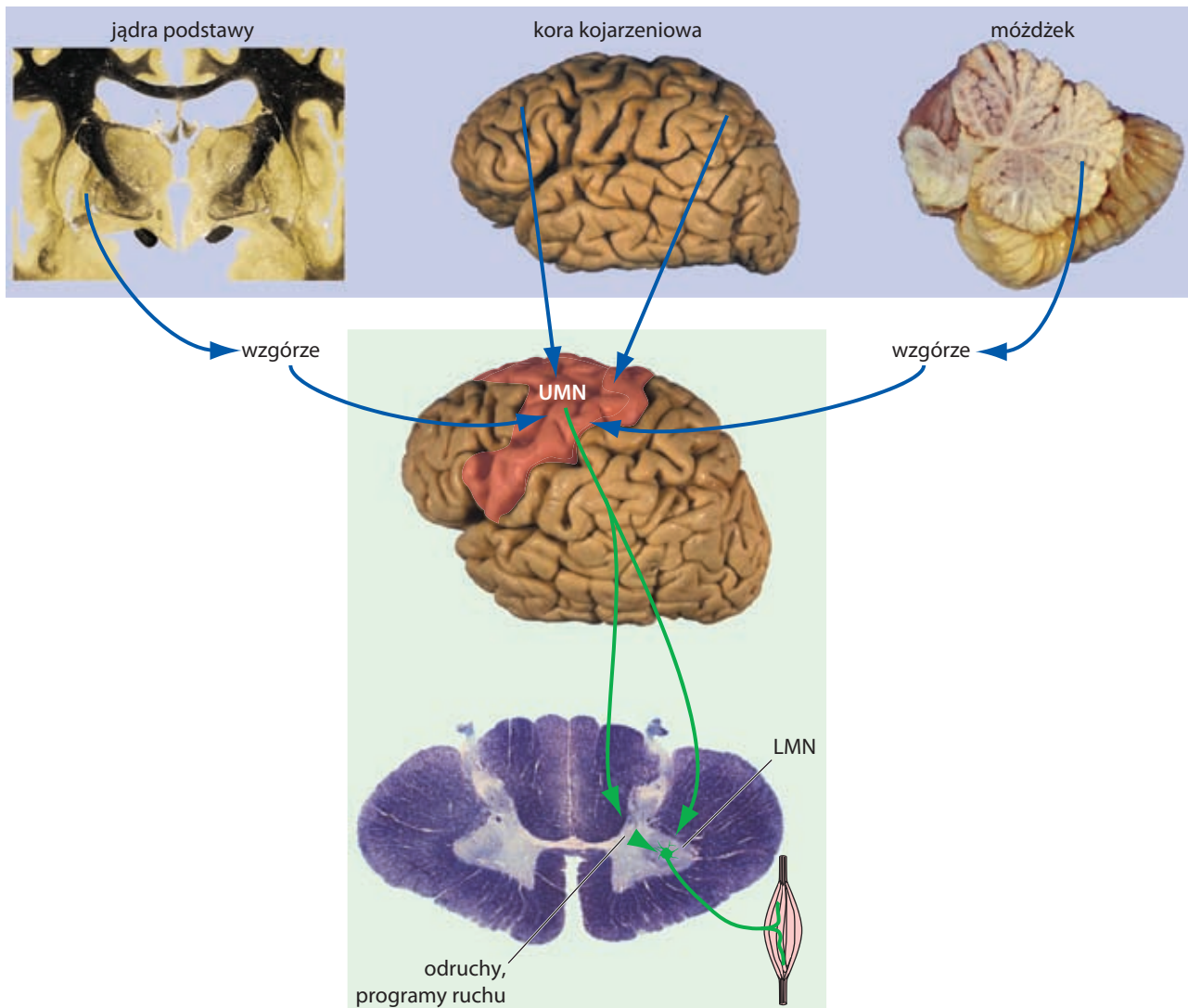
### Włókna związane z odruchami i programem ruchów dostarczają część bodźców do obwodowych neuronów ruchowych

Odruch rozciągania jest wyraźnym i prostym przykładem zintegrowanego wzoru połączeń neuronalnych, które do pewnego stopnia kontrolują aktywność neuronów ruchowych. Rozciąganie mięśnia pobudza jego wrzeciona mięśniowe, których włókna dośrodkowe mają zakończenia na motoneuronach; ich pobudzenie powoduje z kolei skurcz mięśnia (zob. ryc. 10-11). Inne odruchy, takie jak odruch zginania (zob. ryc. 10-13 i 10-15), są bardziej skomplikowane i angażują większą liczbę mięśni i segmentów rdzeniowych. W pniu mózgu i rdzeniu kręgowym znajdują się z kolei sieci interneuronów, które mogą pełnić rolę generatorów wzorca dla ruchów rytmicznych, takich jak oddychanie czy chodzenie. Chociaż część

tych samych neuronów wstawkowych, które biorą udział w czynnościach odruchowych, może również należeć do programów ruchów lub **ośrodkowych generatorów wzorców**, wspomniane programy to coś więcej niż tylko łańcuch następujących po sobie odruchów, z których każdy uruchamia następny. Jedną ze wskazówek jest obserwacja, że główne cechy ośrodkowych generatorów wzorca mogą się utrzymywać nawet wtedy, gdy nie ma stymulacji z włókien doprowadzających. Ekstremalnym przykładem jest rdzeń kręgowy minoga morskiego (prymitywne zwierzę zaliczane do bezzuchwowców), który może być utrzymywany przy życiu w pożywce przez kilka dni. Taki rdzeń kręgowy, całkowicie odizolowany od reszty ciała minoga morskiego, może wykazywać aktywność elektryczną w korzeniu brzuszonym, wywołując w całym ciele zwierzęcia rytmiczne, skoordynowane ruchy, zbliżone do wykonywanych podczas pływania. Ośrodkowe neurony ruchowe, a także inne wyższe ośrodki wykorzystują podstawowe elementy tych ośrodkowych generatorów wzorca i przystosowują je do sytuacji – np. modyfikując rytm chodu, aby można było ominąć przeszkodę.

### Ośrodkowe neurony ruchowe kontrolują obwodowe neurony ruchowe zarówno bezpośrednio, jak i pośrednio

Ośrodkowe neurony ruchowe, których aksony zstępują w rdzeniu kręgowym (a także biegną do jąder nerwów czaszkowych), wpływają na aktywność obwodowych



**Rycina 18-7** Główne elementy i schematyczne połączenia zaangażowane w kontrolę funkcji ruchowych. Móżdżek i jądra podstawy uczestniczą w kontroli ruchowej pierwotnie poprzez wpływ na impulsy biegnące z kory mózgu do pnia mózgowia i rdzenia kręgowego. (Połączenia te zostały szczegółowo omówione w rozdz. 19 i 20). Zarówno móżdżek, jak i jądra kresomózgowia wysyłają także dodatkowo włókna do jąder pnia mózgu (stosunkowo mniej jest włókien biegnących z jąder podstawy mózgu, a znacznie więcej z móżdżku). Kora kojarzeniowa, jądra podkorowe oraz móżdżek odgrywają kluczową rolę w wyborze programu ruchu, jego planowaniu oraz kontroli, ale nie wywierają żadnego bezpośredniego wpływu na obwodowe neurony ruchowe (LMN – *lower motor neurons*). Z tego względu uszkodzenie struktur znajdujących się na niższych piętrach OUN (ale nie na wyższych piętrach) powoduje zaburzenia układu ruchowego, w których dominujące jest osłabienie siły mięśnia. (Jak pokazano na ryc. 18-8, nie wszystkie ośrodkowe neurony ruchowe [UMN – *upper motor neurons*] są zlokalizowane w korze mózgu).

neuronów ruchowych, są zlokalizowane zarówno w korze mózgu, jak i w pniu mózgu. Na ryc. 18-8 przedstawiono zestawienie dróg zstępujących, których większość została już omówiona. **Drogi przedsionkowo-rdzeniowe** (zob. ryc. 14-29) są kluczowe dla ruchów związanych z adaptacją postawy ciała i ruchów głowy. **Droga korowo-rdzeniowa** (zob. ryc. 10-24) jest tradycyjnie uważana za główną drogę prowadzącą informacje dotyczące ruchów dowolnych, jednak – jak przedstawiono w niniejszym rozdziale – jej prawdziwa rola nie jest obecnie całkiem jasna. **Drogi siatkowo-rdzeniowe** (zob. ryc. 11-19), a także, w mniejszym stopniu, **droga czerwienno-rdzeniowa** są głównymi drogami alternatywnymi przewodzącymi ruchy dowolne. Droga czerwienno-rdzeniowa rozpoczyna się w jądrze czerwonym, przechodzi na stronę przeciwną

w śródmózgowiu, biegnie zstępująco w bocznej części nakrywki, a następnie na całej długości rdzenia leży w sznurze bocznym wraz z drogą korowo-rdzeniową boczną. Droga czerwienno-rdzeniowa u człowieka jest bardzo niewielka i to drogi siatkowo-rdzeniowe stanowią główne alternatywne drogi rdzenia kręgowego. **Droga pokrywowo-rdzeniowa** biegnie zstępująco ze wzgórka górnego po przeciwnej stronie sznura przedniego do odcinka szyjnego rdzenia kręgowego. Uważa się, że jest ona ważna dla odruchu obracania głowy w odpowiedzi na bodźce wzrokowe, a być może także inne bodźce, ale nadal nie zgromadzono kompletnej wiedzy na temat jej roli u człowieka.

Droga korowo-rdzeniowa boczna i czerwienno-rdzeniowa pierwotnie kończą się w bocznych częściach rogu

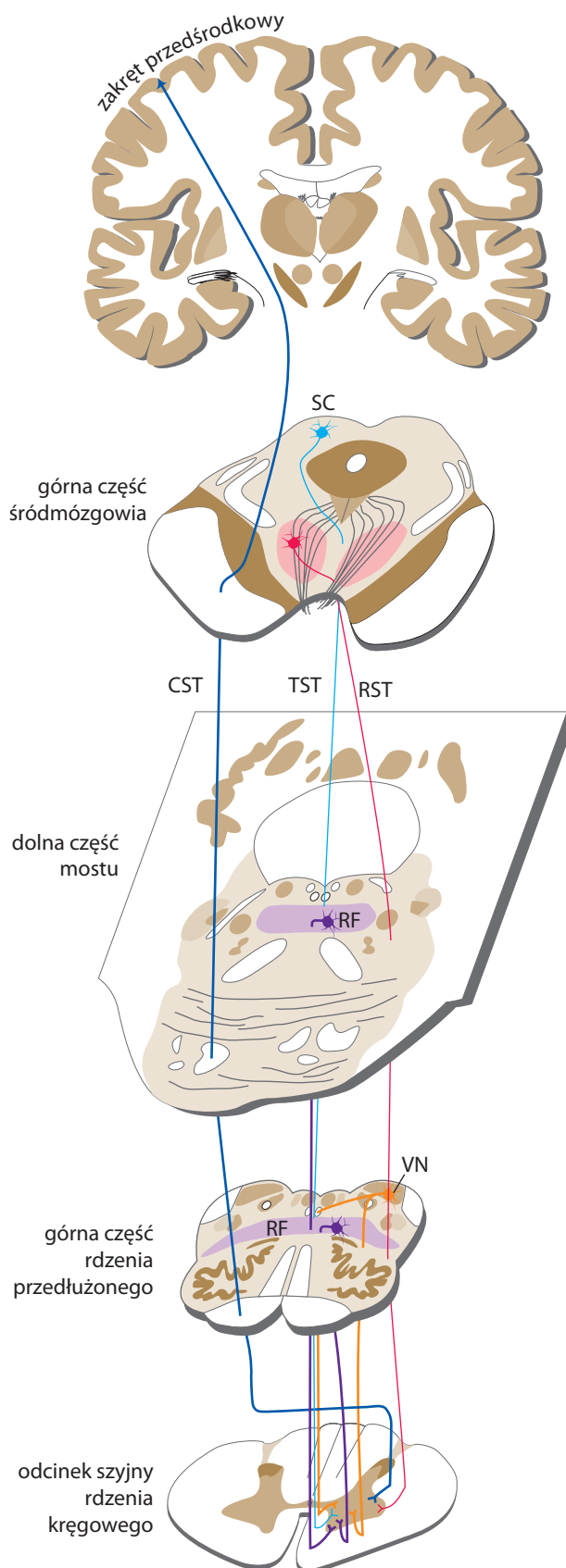
przedniego, gdzie mają wpływ na neurony ruchowe wysyłające informacje do mięśni dystalnych. Wszystkie inne drogi kończą się pierwotnie w bardziej przyśrodkowych częściach rogu przedniego, gdzie wpływają na motoneurony dla mięśni osiowych ważnych dla utrzymania pionowej postawy ciała.

### Kora kojarzeniowa, mózdzek i jądra podstawy modułują korę ruchową

Chociaż włókna korowo-rdzeniowe, czerwienno-rdzeniowe, siatkowo-rdzeniowe i przedśionkowo-rdzeniowe mogą wpływać na motoneurony i ich lokalne połączenia, nadal nie wiadomo, jak tworzone są ruchy dowolne. Nie zostało jeszcze całkowicie wyjaśnione, kim jest ten „mały człowieczek”, który znajduje się w OUN i pociąga za sznurki, gdy człowiek decyduje się wykonać ruch. Da się jednak określić niektóre z zaangażowanych tu struktur i połączeń, ponieważ uszkodzenie tych struktur i ich połączeń prowadzi do zaburzeń funkcji ruchowych (ryc. 18-7). Oprócz części OUN, o których już wspomniano, struktury te obejmują jądra podstawy, mózdzek, niektóre okolice kory kojarzeniowej oraz część wzgórza. Jądra podstawy i mózdzek zostaną dokładnie omówione odpowiednio w rozdz. 19 i 20, natomiast w niniejszym rozdziale krótko przedstawiono ogólne zasady, według których są połączone poszczególne części układu ruchowego. Korowe okolice kojarzeniowe zaprezentowano w rozdz. 22.

Z jednej strony części składowe układu ruchowego są zorganizowane hierarchicznie. Wydaje się, że obszary kory kojarzeniowej „decydują” o wykonaniu jakiegoś ruchu, okolice kory przedruchowej opracowują plan dotyczący ruchu i przekazują te informacje do kory ruchowej, a ta z kolei wysyła polecenie skurczu poszczególnych mięśni do neuronów ruchowych w sposób zarówno bezpośredni, jak i pośrednio poprzez interneurony znajdujące się w pniu mózgowia i rdzeniu kręgowym. Z drugiej strony elementy układu ruchowego są zorganizowane w sposób równoległy, tak jak drogi czuciowe – wiadomości są przekazywane do rdzenia kręgowego nie tylko z kory ruchowej, lecz także bezpośrednio z kory przedruchowej (zob. ryc. 18-11). Jądra podstawy mózgu i mózdzek są zaangażowane w różne aspekty planowania i kontrolowania ruchów, ale nie mają żadnych włókien biegnących bezpośrednio do rdzenia kręgowego (albo mają ich niewiele). Działają one przez wpływ na korę ruchową i przedruchową.

Jest to bardzo uproszczony schemat elementów składowych i połączeń układu ruchowego, który pomija kilka



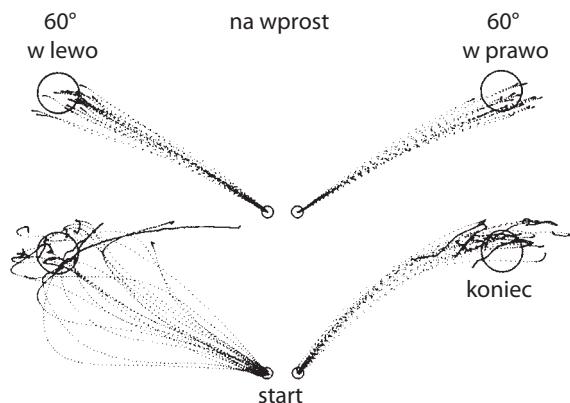
**Rycina 18-8** Główna lokalizacja i połączenia ośrodkowych neuronów ruchowych. Przedstawiono jedno włókno drogi korowo-rdzeniowej, pokazano miejsce skrzyżowania (miejsce przejścia włókna na przeciwną stronę rdzenia) i miejsce, w którym dołącza się do drogi korowo-rdzeniowej bocznej. Jednak część włókien drogi korowo-rdzeniowej, głównie te biegnące do motoneuronów zaopatrujących mięśnie osiowe, nie jest skrzyżowanych w miejscu zwanym skrzyżowaniem piramid i dołączają do drogi korowo-rdzeniowej przedniej. CST (corticospinal tract) – droga korowo-rdzeniowa; RF (reticular formation) – twór siatkowaty; RST (rubrospinal tract) – droga czerwienno-rdzeniowa; SC (superior colliculus) – wzgórek górny; TST (tectospinal tract) – droga pokrywowo-rdzeniowa; VN (vestibular nuclei) – jądra przedśionkowe.

ważnych szczegółów. Zostaną one częściowo omówione w tym i następnym dwóch rozdziałach, niektóre jednak wykraczają poza zakres niniejszego podręcznika. Na przykład nie wspomniano tu o roli układu czuciowego w tym systemie. Bodźce z układu czuciowego są najwyraźniej zaangażowane w funkcje ruchowe, ponieważ w łatwy sposób można zmodyfikować program wykonywanych ruchów, na przykład ruchów chodzenia w odpowiedzi na obciążenie plecakiem czy też ruchów związanych z biegiem w odpowiedzi na dostrzeżenie muru z cegieł. W wielu stanach patologicznych obserwuje się deficyty ruchowe wynikające z zaburzeń czuciowych. Jednym z przykładów jest wspomniana już ataksja będąca efektem uszkodzenia sznurów tylnych. Możliwe jest w tym przypadku wykonywanie prostych ruchów angażujących tylko jeden staw albo prostych, rytmicznych ruchów odbywających się bez czuciowych informacji zwrotnych – nie da się natomiast wykonywać ruchów bardziej złożonych (ryc. 18-9) ani wprowadzać korekty ruchów w odpowiedzi na zakłócenia.

### Druga korowo-rdzeniowa rozpoczyna się i kończy w wielu różnych okolicach

W XIX w. odkryto, że elektryczne pobudzenie różnych okolic kory mózgowej u ssaków powoduje ruchy przeciwstronnej części ciała. U ludzi okolicą z najniższym progiem pobudzenia dla reakcji ruchowych jest kora leżąca w przedniej ścianie bruzdy środkowej (ryc. 18-10), dlatego obszar ten został nazywany **pierwszorzędową korą ruchową**. Dalsze badania pokazały, że na powierzchni pierwszorzędowej kory ruchowej znajduje się zniekształcone odwzorowanie ciała (zob. ryc. 3-30), czego dowodem są skurcze pojedynczych mięśni lub niewielkich ich grup w odpowiedzi na pobudzenie konkretnych obszarów korowych. Organizacja **somatotopowa** nie jest tak dokładna jak wydaje się wskazywać ryc. 3-30 – reprezentacje różnych części ciała częściowo się pokrywają, ale te części ciała, które mogą wykonywać bardzo precyzyjne ruchy (np. palce i wargi), mają nieproporcjonalnie dużą reprezentację. **Homunkulus ruchowy** jest podobny w tym sensie do homunkulusa czuciowego w korze somatosensorycznej w zakręcie zaśrodkowym; potwierdza to (oprócz innych elementów) hipotezę mówiącą, że szczegółowe informacje czuciowe są niezbędne dla skutecznej kontroli funkcji ruchowych\*.

Już w XIX w. wiadomo było, że pierwszorzędowa kora ruchowa zawiera olbrzymie komórki piramidowe, nazwane **komórkami Betza**, których aksony biegną zstępująco do rdzenia kręgowego przez piramidy rdzenia przedłużonego. Ponadto zdawano sobie sprawę, że



**Rycina 18-9** Ataksja spowodowana deficytami somatosensorycznymi. Osoba zdrowa (*górna część ryciny*) i pacjent z neuropatią obwodową, która wybiórczo uszkodziła włókna czuciowe o dużej średnicy (*dolna część ryciny*) przy użyciu myszy komputerowej przytrzymanej w prawej ręce mieli za zadanie przesunąć kursor z punktu startowego do celu. Pozycja myszy była zapisywana co 20 ms, tworząc kropkowaną linię, stanowiącą zapis ruchu ręki. Osoba badana mogła obserwować pozycję celu i kursora na ekranie komputera, ale nie widziała myszy ani trzymającej ją prawej ręki. Ruchy wykonywane przez zdrowego człowieka były płynne i dokładnie w odpowiednim kierunku. Ruchy pacjenta były niedokładne i nieco nieregularne podczas ruchów w prawo. Występowało znacznie więcej problemów podczas ruchów w lewą stronę, ponieważ wiązało się to z przekroczeniem linii środkowej, co było dla prawej ręki ruchem bardziej złożonym. (Z: Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C: *J Neurophysiol* 73: 347, 1995).

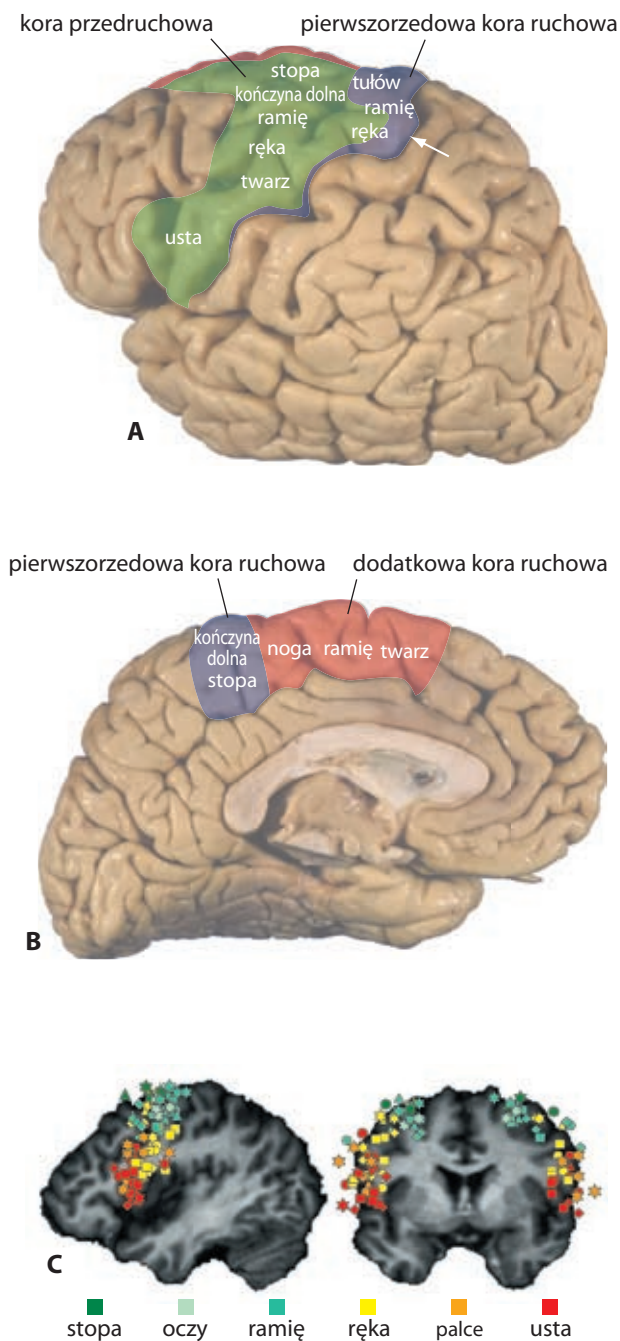
uszkodzenie kory mózgu, które niszczy korę ruchową i przylegające obszary, albo uszkodzenie, które obejmuje odnogę tylną torebki wewnętrznej, w której biegną aksony komórek Betza, powoduje porażenie spastyczne po stronie przeciwnej. Na tej podstawie wywnioskowano, że droga korowo-rdzeniowa: (1) składa się wyłącznie z dużych aksonów; (2) ma początek w zakręcie przedśrodkowym; (3) biegnie wyłącznie do rogu przedniego rdzenia kręgowego; (4) jest niezbędna do wykonywania ruchów dowolnych; (5) jest drogą, której uszkodzenie prowadzi do porażenia spastycznego. Stopniowo jednak stawało się jasne, że ten tradycyjny opis jest błędny prawie pod każdym względem.

### Aksony drogi korowo-rdzeniowej pochodzą z różnych okolic korowych

Duże (do 22  $\mu\text{m}$ ) aksony komórek Betza znajdują się w drodze korowo-rdzeniowej, ale stanowią one tylko ok. 3% z miliona włókien biegnących w tej drodze. Ogromna większość włókien drogi korowo-rdzeniowej jest znacznie mniejsza i mieści się w zakresie 1–4  $\mu\text{m}$ . Średnica włókna korowo-rdzeniowego jest bez wątpienia skorelowana z jego funkcją – na przykład włókna o dużej średnicy częściej mają zakończenia bezpośrednio na obwodowych komórkach nerwowych; dokładne różnice pomiędzy rolą włókien o dużej i małej średnicy nadal nie są znane.

\*U innych gatunków mapy są zniekształcone w inny, ale charakterystyczny dla gatunku sposób. Na przykład niemal 2/3 włókien wychodzących z kory ruchowej u słonia biegnie do jądra ruchowego nerwu twarzewego, co odzwierciedla możliwość dokładnej kontroli ruchów trąby; jedynie 1/3 tych włókien dochodzi do rdzenia kręgowego.

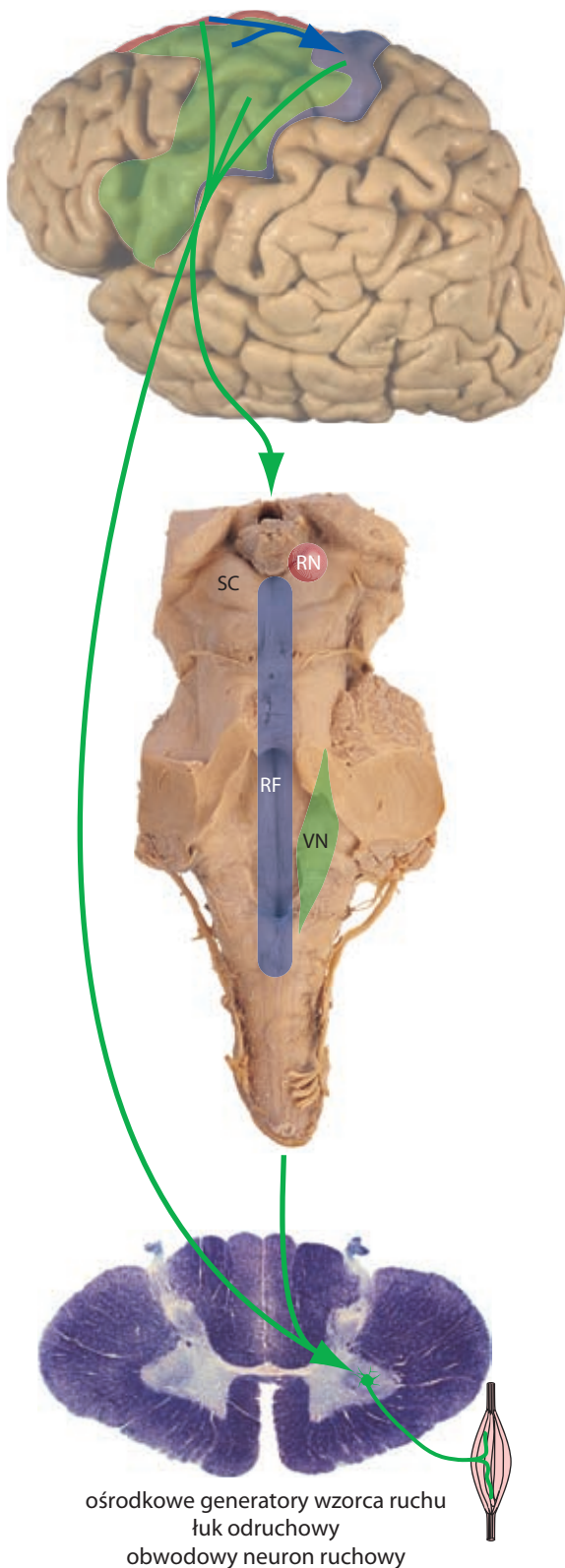




**Rycina 18-10** Lokalizacja, rozmiary i organizacja somatotopowa w obszarze okolic ruchowych kory mózgu; większa część pierwszorzędowej kory ruchowej jest niewidoczna, ponieważ znajduje się w bruzdzie środkowej. Zaznaczona reprezentacja pokazana na powierzchni kory przedruchowej i dodatkowej kory ruchowej jest jedynie zbliżona do rzeczywistości; każda z nich obejmuje wiele podobszarów, z których każdy ma swoją własną mapę i nie wszystkie są tu wykazane. **A**, Widok bocznej powierzchni półkuli mózgu, nieco od tyłu i od góry. Pomimo że szczegółowy kształt i układ bruzdy środkowej różnią się u poszczególnych osób (zob. ryc. 3-6), znajdujące się w górnej części bruzdy jej silne wygięcie w kierunku płata ciemieniowego (*strzałka*) w bardzo wiarygodny sposób wskazuje miejsce, w którym reprezentowana jest ręka. **B**, Powierzchnia przyśrodkowa. **C**, Wykonana na podstawie wielokrotnych badań kompilacja obrazu aktywnych obszarów kory przedruchowej u osób wykonujących ruchy różnymi częściami ciała, wyobrażających sobie wykorzystywanie tych ruchów, albo wykonujących zadania poznawcze, które wymagają zaangażowania tych części ciała. (**C**, za: Schubotz RI, von Cramon D Yves: *NeuroImage* 20: S120, 2003).

Komórki Betza są zgromadzone szczególnie w pierwszorzędowej korze ruchowej, ale tylko około połowa włókien korowo-rdzeniowych rozpoczyna się w tej okolicy korowej. Pozostałe włókna pochodzą z leżących w sąsiedztwie czołowych obszarów ruchowych oraz z płata ciemieniowego, szczególnie kora somatosensoryczna zakrętu zaśrodkowego. Z tego właśnie względu obszary korowe leżące po obu stronach bruzdy środkowej są czasami określane jako **kora czuciowo-ruchowa**. W ten sposób pierwszorzędowa kora ruchowa nie tylko nie jest jedynym źródłem włókien korowo-rdzeniowych, ale także nie stanowi jedynego obszaru korowego zaangażowanego w kontrolę funkcji ruchowych. Reprezentacje różnych okolic ciała znajdują się również w **korze przedruchowej**, leżącej bezpośrednio do przodu od pierwszorzędowej kory ruchowej, i w **dodatkowej korze ruchowej**, zlokalizowanej na przyśrodkowej powierzchni półkuli, leżącej do przodu od reprezentacji stopy w pierwszorzędowej korze ruchowej (ryc. 18-10). (Podobnie jak mozaika w kojarzeniowej korze wzrokowej, wspomnianej w rozdz. 17, kora przedruchowa i dodatkowa kora ruchowa są w rzeczywistości zbiorem mniejszych obszarów. Na przykład to, co jest określane jako pojedyncza kora przedczołowa, w rzeczywistości obejmuje cztery oddzielne i odrębne obszary ruchowe; istnieją też dwa oddzielne obszary w dodatkowej korze ruchowej i kolejne trzy w ścianach bruzdy obręczy). Kora przedruchowa i dodatkowa kora ruchowa dostarczają 1/3 włókien drogi korowo-rdzeniowej; obie te okolice wysyłają również włókna do pierwszorzędowej kory ruchowej (ryc. 18-11). Wszystkie włókna drogi korowo-rdzeniowej przechodzą przez odnogę tylną torebki wewnętrznej, z włóknami biegnącymi z pierwszorzędowej kory ruchowej w części tylnej odnogi (ryc. 18-12), włóknami biegnącymi z dodatkowej kory ruchowej w części przedniej oraz włóknami biegnącymi z kory przedruchowej pomiędzy nimi. Włókna te są zorganizowane somatotopowo (ryc. 18-13) aż do poziomu śródmózgowia; od momentu, gdy droga korowo-rdzeniowa przechodzi przez wzgórze, organizacja somatotopowa zanika.

Ruchy mogą być wywołane przez elektryczną stymulację kory przedruchowej i dodatkowej kory ruchowej, ale niezbędna jest silniejsza stymulacja niż w przypadku pierwszorzędowej kory ruchowej. Ponadto wywołane ruchy są bardziej złożone. Stymulacja kory przedruchowej może powodować ruch skręcenia tułowia w stronę przeciwną do stymulacji albo ruch całego ramienia również po stronie przeciwnej. Stymulacja dodatkowej kory ruchowej może powodować obustronne ruchy, wokalizację albo zaniemówienie. Część ruchów wywołanych przez pobudzenie kory przedruchowej i dodatkowej kory ruchowej biegnie drogą bezpośrednich połączeń, natomiast inne pośrednio, przez pierwszorzędową korę ruchową. Nie ma na przykład możliwości wywołania ruchów przez stymulację dodatkowej kory ruchowej po usunięciu pierwszorzędowej kory ruchowej, podczas gdy ruchy tułowia są nadal możliwe do wywołania. Jednak połączenia z pierwszorzędową korą ruchową pokazują, że te dwie okolice korowe to dużo więcej niż



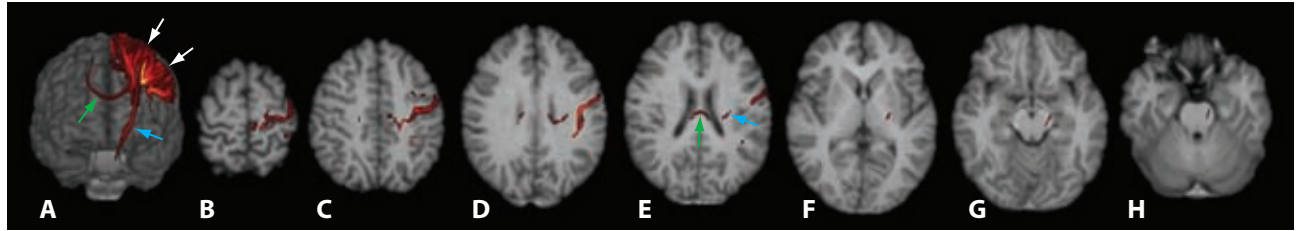
**Rycina 18-11** Włókna biegnące z kory przedruchowej i dodatkowej kory ruchowej do pierwszorzędowej kory ruchowej oraz z tych trzech okolic korowych do pnia mózgu i rdzenia kręgowego. RF (*reticular formation*) – twór siatkowaty; RN (*red nucleus*) – jądro czerwienne; SC (*superior colliculus*) – wzgórek górny; VN (*vestibular nuclei*) – jądra przedsionkowe.

tylko dodatkowe źródła bodźców poleceń ruchowych. Oba obszary otrzymują komplet włókien doprowadzających, odpowiednich do planowania ruchów, z których istotną część stanowią włókna z kory przedczołowej (podejmowanie decyzji) i z asocjacyjnej kory ciemieniowej (informacje o przestrzennych zależnościach pomiędzy poszczególnymi częściami ciała a światem zewnętrznym). W obu okolicach obserwuje się zmianę poziomu aktywności, zanim pojawią się ruchy, a nawet wtedy, gdy wykonanie ruchu jest tylko rozważane (ryc. 18-14; zob. ryc. 20-24). Pomimo że ich dokładna rola nie jest całkowicie poznana, kora przedruchowa może być ważniejsza dla ruchów wywołanych przez bodźce zewnętrzne, takie jak sięganie po widziany (albo ostatecznie dostrzeżony) przedmiot, natomiast dodatkowa kora ruchowa może być ważniejsza w planowaniu i uczeniu się złożonych, wewnętrznie wywołanych ruchów. Istnienie wielu różnych obszarów ruchowych, z których każdy ma własny dostęp do obwodowych neuronów ruchowych, jest zgodny z obserwacją, że uszkodzenie kory powoduje czasami niezdolność do wykonywania ruchów w pewnych okolicznościach, podczas gdy w innych wykonywanie ruchów pozostaje możliwe (ryc. 18-15).

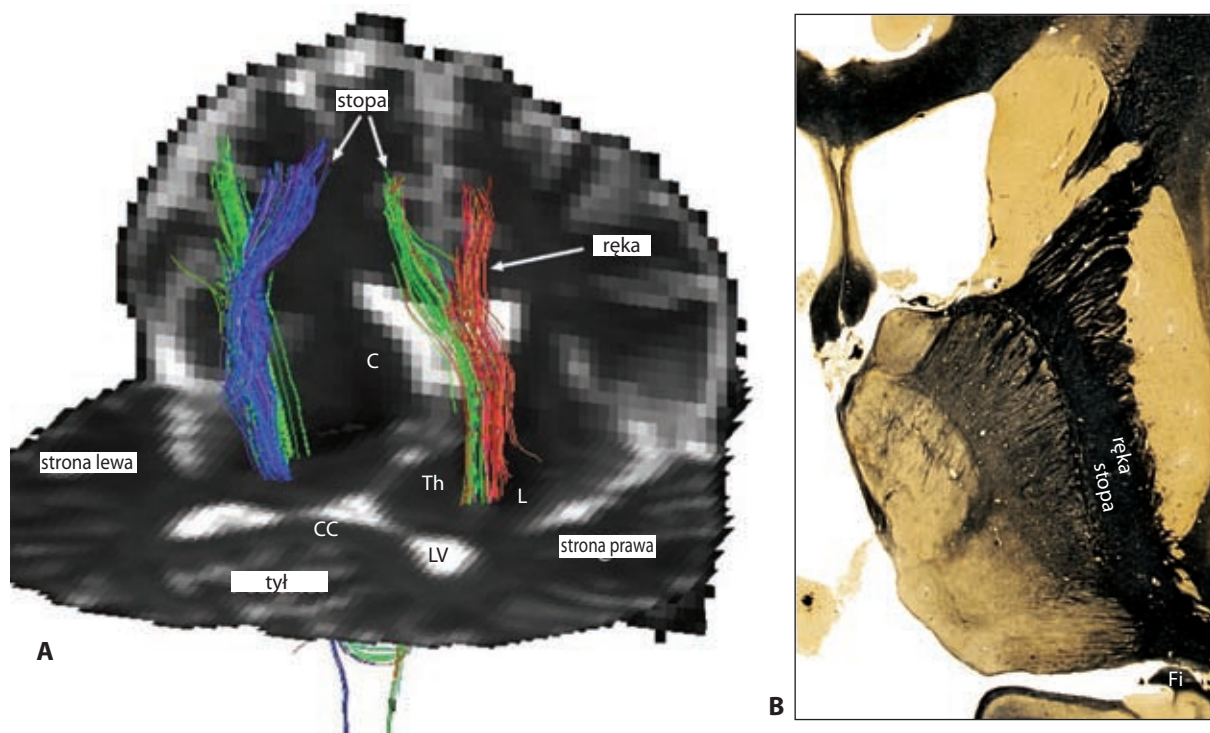
### Pierwszorzędowa kora ruchowa wysyła włókna zarówno do rdzenia kręgowego, jak i do pnia mózgu

Włókna korowo-rdzeniowe, jak wskazuje ich nazwa, mają zakończenie w rdzeniu kręgowym. Jednak na drodze od kory mózgu do rdzenia dają one początek dużej liczbie odchodzących włókien, zakończonych w różnych miejscach OUN (jądra podstawy, wzgórze, twór siatkowaty, a także różne jądra czuciowe, takie jak jądra sznurów tylnych). Nawet wewnątrz rdzenia kręgowego część włókien kończy się w rogu tylnym, część w istocie szarej pośredniej, a niewielka część bezpośrednio na motoneuronach alfa i gamma. Z powodu tych licznych połączeń wydaje się mało prawdopodobne, że droga korowo-rdzeniowa ma tylko jedną, łatwą do określenia funkcję. Na przykład włókna do jąder czuciowych mogą służyć do jakiegoś rodzaju kompensacji zmienionej aktywności aferentnej spowodowanej przez ruch, który za chwilę ma nastąpić. Włókna biegnące do miejsc takich jak twór siatkowaty pracują równolegle w tle, stając się podstawą nawet najprostszych ruchów. Większość ruchów, w szczególności tych, które angażują kończyny, może powodować zmianę środka ciężkości ciała i wymagać dostosowania postawy ciała – co zwykle rozpoczyna się jeszcze przed wykonaniem ruchu przez kończynę.

Oczywiście droga korowo-rdzeniowa ma największy wpływ na neurony ruchowe, zarówno poprzez połączenia bezpośrednie, jak i drogą okrężną – przez neurony wstawkowe. Na ogół jej wpływ na motoneurony alfa i gamma jest podobny. Użyteczność tej **współaktywacji motoneuronów alfa i gamma** przedstawiono na ryc. 9-15. Gdyby aktywowane były tylko motoneurony



**Rycina 18-12** Przebieg aksonów prowadzących informacje z pierwszorzędowej kory ruchowej, zaprezentowany obrazowaniem tensora dyfuzji. **A**, Na przekroju czołowym widzianym od przodu widać, jak włókna te opuszczają pierwszorzędową korę ruchową (białe strzałki). Część z tych włókien przechodzi przez linię środkową przez ciało modzelowate (zielona strzałka) i dociera do przeciwstronnej półkuli, ale większość z nich dochodzi do drogi korowo-rdzeniowej (niebieska strzałka). **B–D**, Włókna wychodzą z pierwszorzędowej kory ruchowej, wchodzi do istoty białej i biegną poprzez ośrodek półowalny. **E**, W pobliżu stropu komory bocznej część włókien przechodzi na stronę przeciwną przez ciało modzelowate (zielona strzałka), ale większość z nich wchodzi do wieńca promienistego (niebieska strzałka). Stąd włókna (korowo-rdzeniowe) przechodzą przez odnogę tylną torebki wewnętrznej (**F**), środkową część konara mózgu (**G**) i podstawy mostu (**H**). (Za zgodą: dr Mojtaba Zarei, University of Oxford).



**Rycina 18-13** Typowa organizacja somatotowa włókien drogi korowo-rdzeniowej biegnącej w odnodze tylnej torebki wewnętrznej. **A**, Obraz tensora dyfuzji przedstawiający przebieg włókien korowo-rdzeniowych dla ręki i stopy. Włókna biegnące z okolicy, która jest reprezentacją stopy, biegną z przyśrodkowej powierzchni półkuli, zwykle przyśrodkowo i nieco do tyłu od włókien ręki, co najmniej do miejsca, w którym docierają do pnia mózgu. **B**, Orientacyjna pozycja włókien prowadzących informacje dla ręki i stopy, na poziomie około 2/3 drogi poprzez odnogę tylną torebki wewnętrznej. **C** (caudate) – jądro ogoniaste; CC (corpus callosum) – ciało modzelowate; Fi – strzępek; L (lenticular nucleus) – jądro soczewkowe; LV (lateral ventricle) – komora boczna; Th (thalamus) – wzgórze. (**A**, zmodyfikowane na podstawie: Holodny AI et al: Radiology 234: 649, 2005).