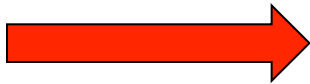
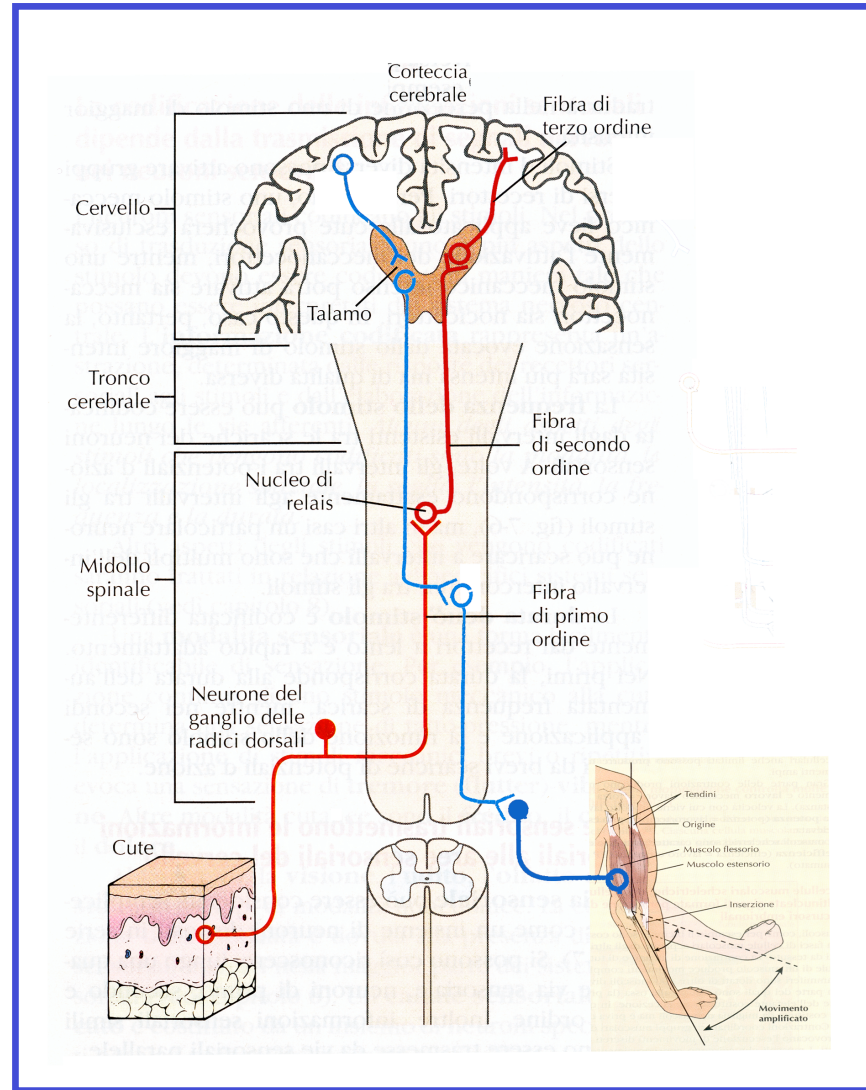


I sistemi sensoriali:

Decussazione
delle vie afferenti

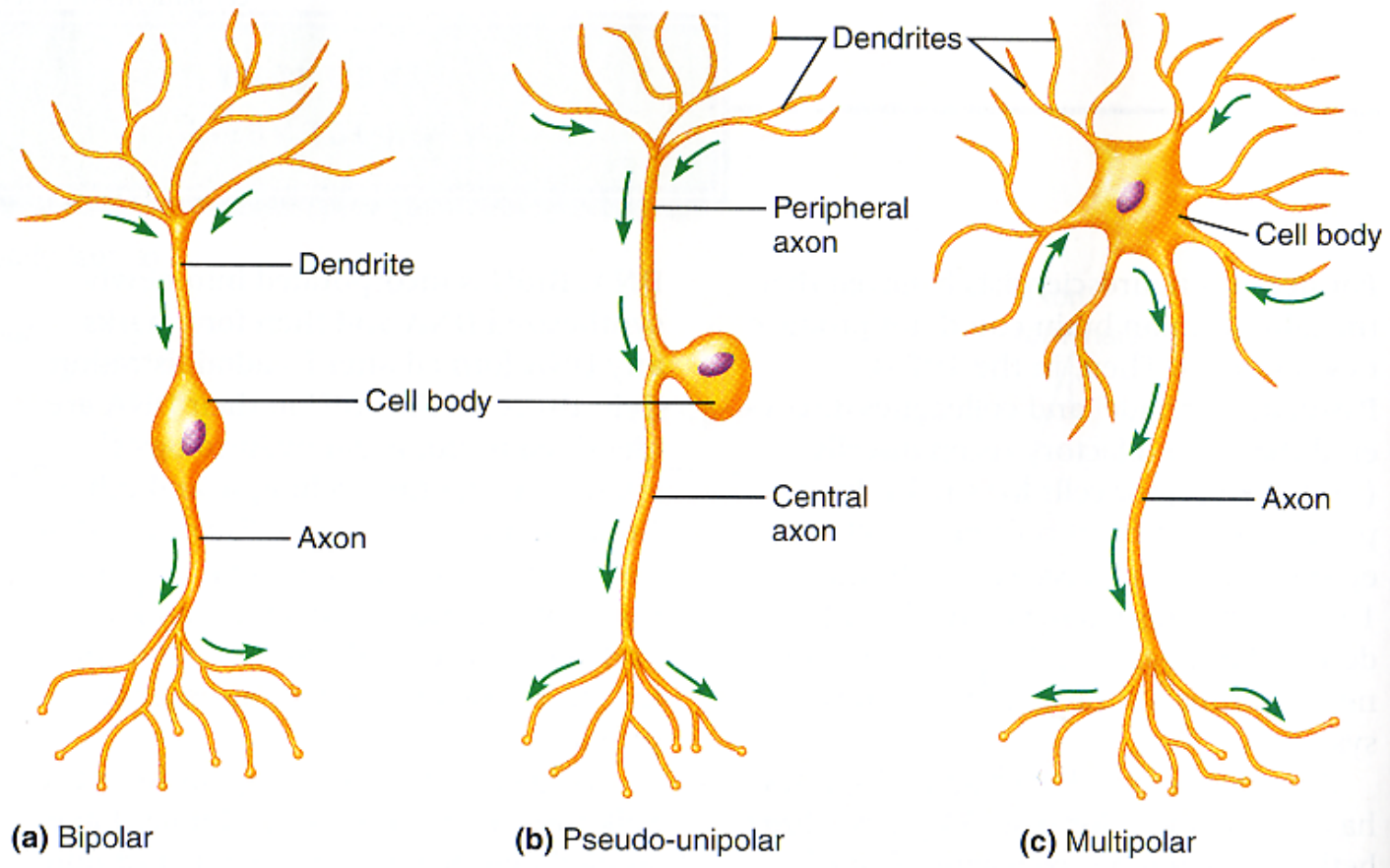


Interazione con
stimoli esterni
(ed interni)



I diversi tipi di neuroni

FIGURE 6.3 Structural classes of neurons. (a) A bipolar neuron. Afferent neurons associated with vision and olfaction are bipolar neurons. (b) A pseudo-unipolar neuron. The vast majority of afferent neurons are pseudo-unipolar. (c) A multipolar neuron. Most neurons are multipolar neurons.



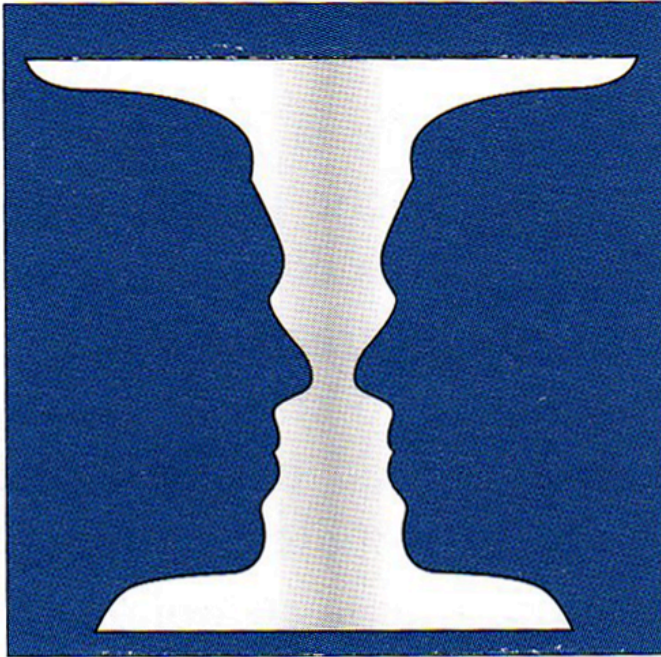
Le modalità sensoriali: somatiche, speciali e viscerali

Tabella 6.1 Principali rappresentazioni interne a livello conscio e inconscio. Si noti che la propriocezione, cioè la rappresentazione interna relativa alla disposizione spaziale (senso di posizione) e al movimento (cinestesia) dei segmenti corporei nello spazio, è indicata in entrambe le categorie perché solo una parte degli elementi che costituiscono questa rappresentazione interna ha un correlato cosciente.

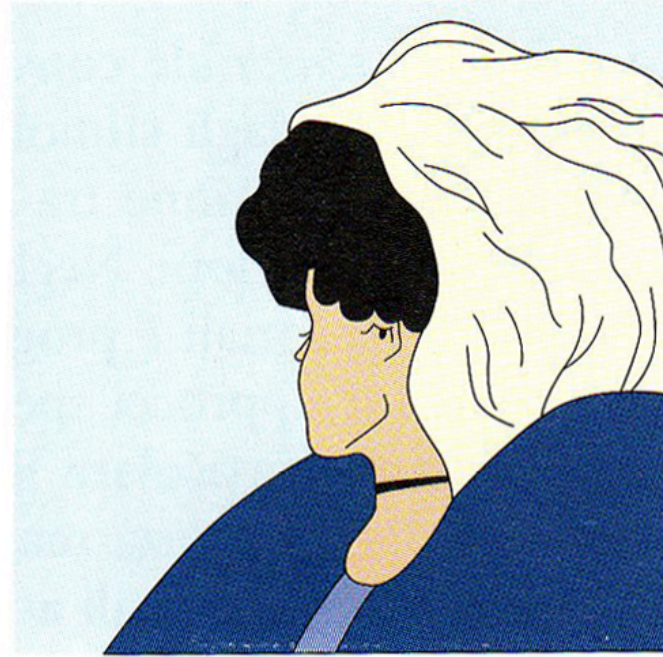
Livello conscio	Livello inconscio
<p><i>Sistema somatosensoriale</i></p> <p>Sensibilità tattile</p> <p>Propriocezione</p> <p>Introcezione</p> <p>Termocezione</p> <p>Sensibilità dolorifica</p> <p><i>Sensi speciali</i></p> <p>Visione</p> <p>Udito</p> <p>Equilibrio; posizione, accelerazione e decelerazione della testa</p> <p>Gusto</p> <p>Olfatto</p>	<p><i>Informazioni sensoriali somatiche</i></p> <p>Propriocezione</p> <p><i>Informazioni sensoriali viscerali</i></p> <p>Pressione arteriosa</p> <p>Pressione venosa</p> <p>O₂, CO₂, glucosio e pH ematico</p> <p>Espansione dei polmoni</p> <p>pH del liquido cerebrospinale</p> <p>Temperatura del sangue nel cervello</p> <p>Osmolarità dei liquidi corporei</p> <p>Distensione del tratto gastrointestinale</p> <p>Sostanze chimiche e pH nel tratto gastrointestinale</p>

Sensazione e percezione

A



B



La percezione dello stimolo dipende dalla:

- Specificità del recettore sensoriale
- Specificità delle vie sensitive
- Specificità dei centri nervosi superiori

L'organizzazione dei sistemi sensoriali

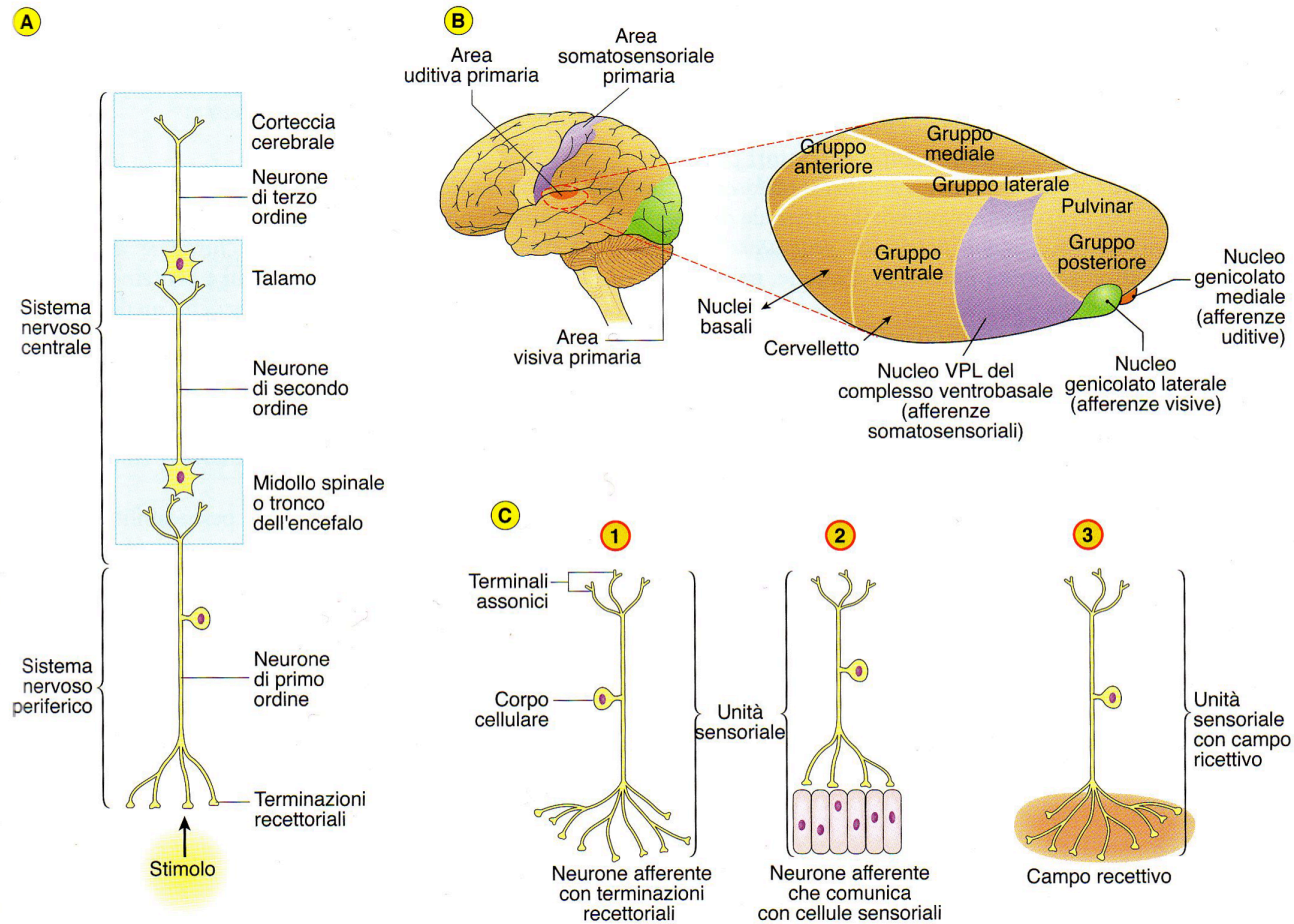


Figura 6.2 Organizzazione funzionale dei sistemi sensoriali. **A**) Schema delle vie di trasmissione. **B**) Veduta laterale di un emisfero cerebrale, in cui è indicata la localizzazione di alcune aree sensoriali; i colori indicano le regioni di proiezione dai nuclei talamici riportati nell'ingrandimento a destra (veduta laterale del talamo). **C**) Unità sensoriale e campo recettivo. (1) Unità sensoriale costituita da un neurone sensitivo con una porzione periferica recettoriale; (2) unità sensoriale costituita da cellule recettoriali che comunicano con un neurone sensitivo attraverso sinapsi; (3) unità sensoriale (analoga a quella riportata in 1) con l'indicazione del campo recettivo.

I recettori sensoriali

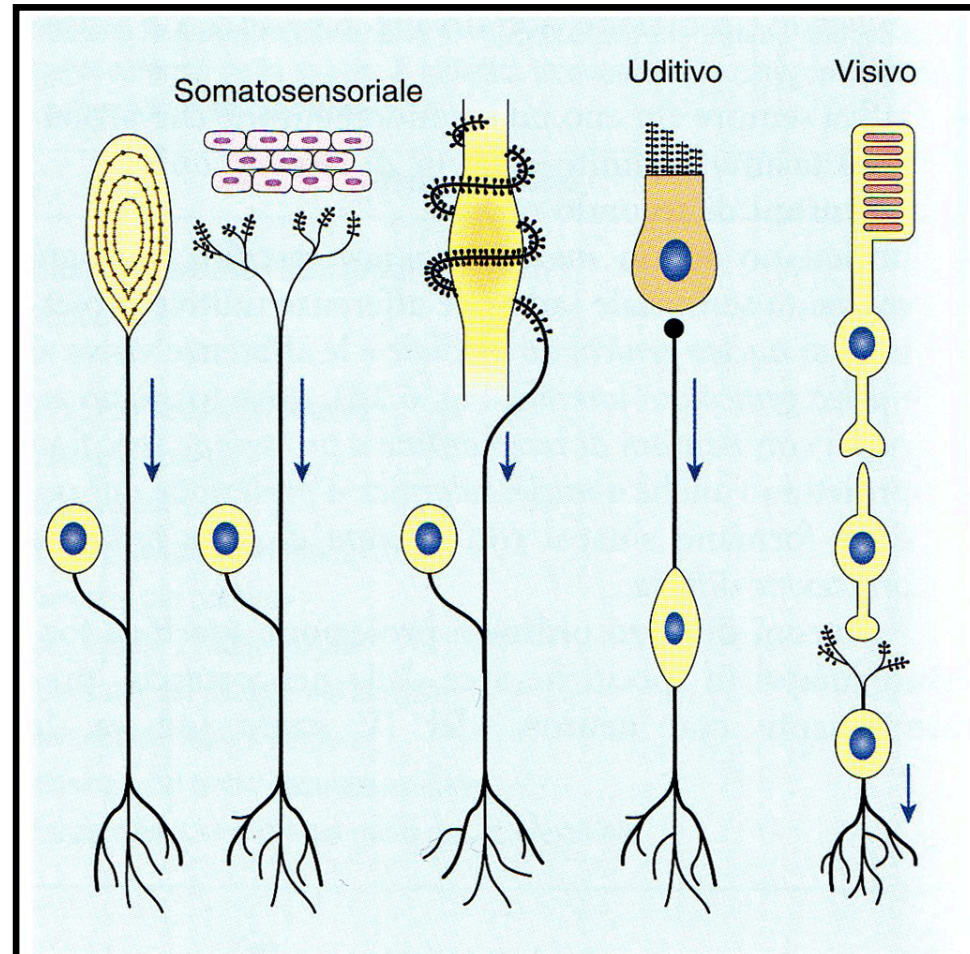


Figura 6.3 Morfologia di alcuni recettori sensoriali. La freccia indica il punto in cui si generano i potenziali d'azione.

La natura delle cellule recettoriali: cellule specializzate neuronali o non

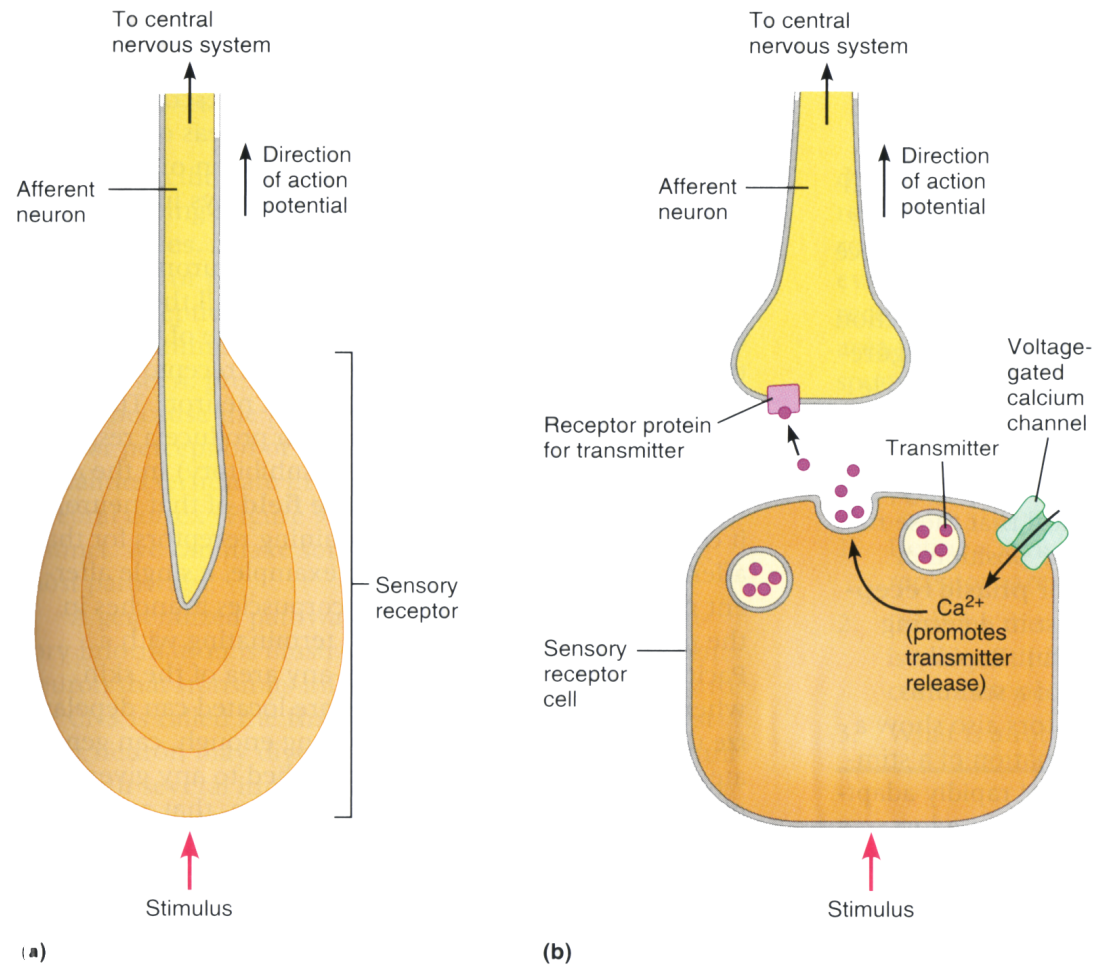


FIGURE 9.2 Structure and function of sensory receptors.

(a) A sensory receptor that is a specialized ending of an afferent neuron. The stimulus acts on the sensory receptor by opening or closing ion channels, thus producing a receptor potential. **(b)** A sensory receptor that is a separate cell from the afferent neuron. The stimulus changes the membrane potential of the receptor cell, which opens or closes a calcium channel, and cytosolic calcium concentration increases or decreases. Changes in calcium concentration trigger or inhibit the release of a chemical transmitter by exocytosis. The transmitter communicates to the afferent neuron by binding to receptors on the afferent ending.

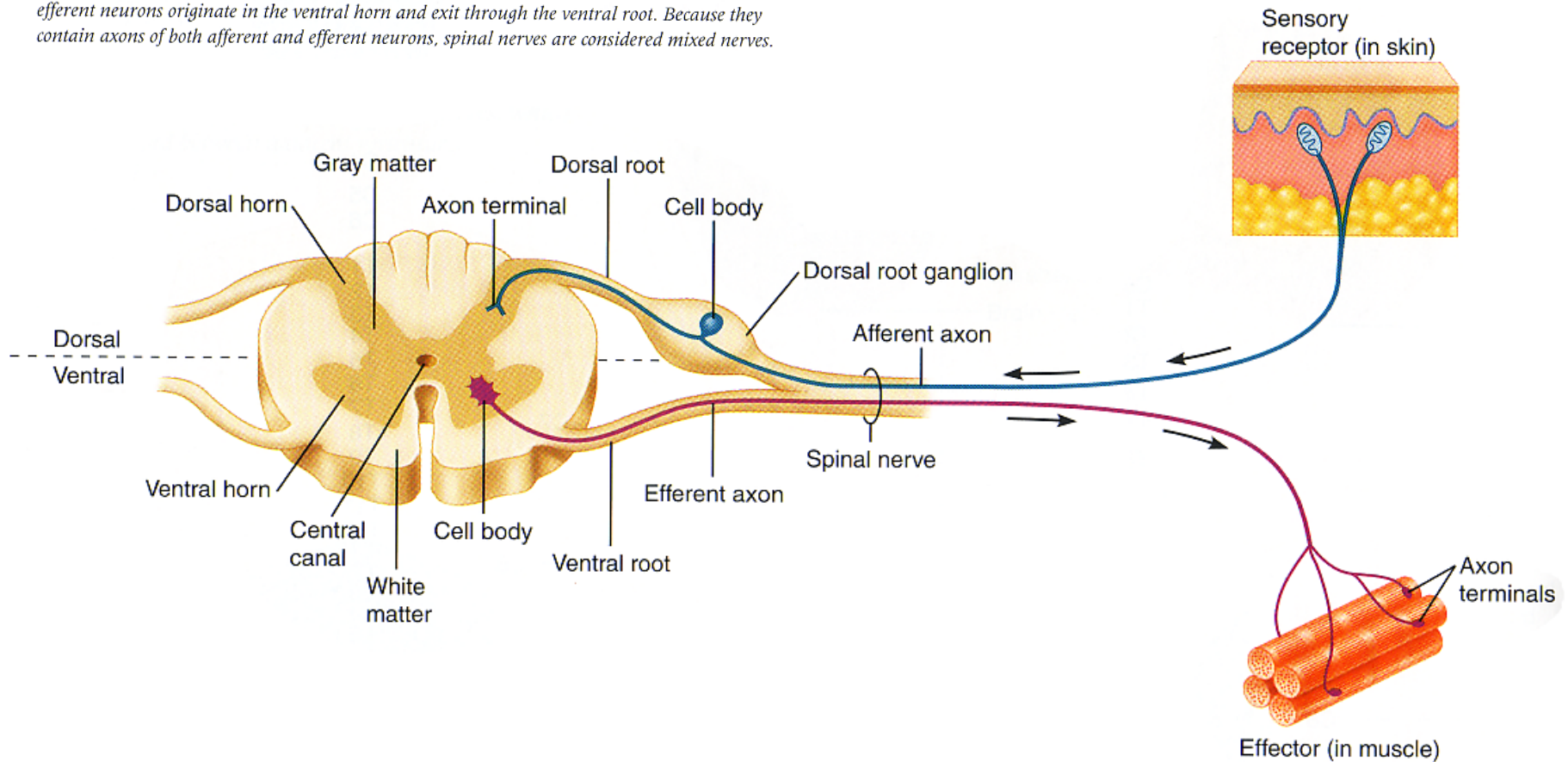
La classificazione di una cellula recettoriale è basata sulla natura del corrispondente *stimolo adeguato*

**TABLE 9.1 CHARACTERISTICS OF
SENSORY RECEPTORS**

RECEPTOR CLASS	SENSATION/VISCERAL INFORMATION	MODALITY
Photoreceptors	Vision	Photons of light
Chemoreceptors	Taste	Chemicals dissolved in saliva
	Smell	Chemicals dissolved in mucus
	Pain	Chemicals in extracellular fluid
	Blood oxygen	Oxygen dissolved in plasma
	Blood pH	Free hydrogen ions in plasma
Thermoreceptors	Warmth	Increase in temperatures between 37°C and 45°C
Mechanoreceptors	Blood pressure	Stretch of specific blood vessel wall
	Osmolarity of extracellular fluid	Swelling (stretch) of receptor cells
	Sound	Sound waves
		Balance and equilibrium

Il primo neurone della via afferente somatosensoriale è un neurone a T (pseudo-unipolare)

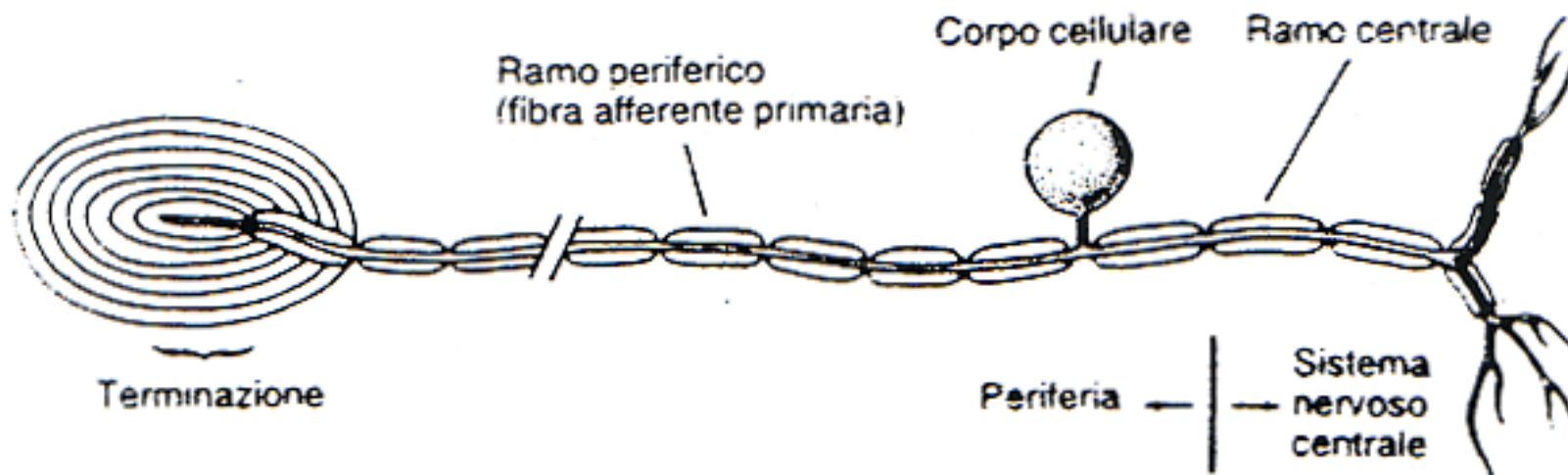
FIGURE 8.7 Spinal cord gray matter and spinal nerves. This cross section of the spinal cord at the lumbar level reveals the two functional halves of spinal cord gray matter: dorsal and ventral. Axons of afferent neurons enter the spinal cord through the dorsal root and terminate in the dorsal horn; their cell bodies are located in dorsal root ganglia. Axons of efferent neurons originate in the ventral horn and exit through the ventral root. Because they contain axons of both afferent and efferent neurons, spinal nerves are considered mixed nerves.



La modalità tatto: il corpuscolo del Pacini (meccanocettore)

FIGURA 24-1

Morfologia di una cellula dei gangli delle radici dorsali. Il corpo cellulare è situato in un ganglio delle radici dorsali annesso ad un nervo spinale. L'assone presenta due rami, uno diretto verso la periferia, la cui terminazione possiede proprietà specifiche che la rendono sensibile ad una particolare forma di energia dello stimolo, e l'altro diretto al sistema nervoso centrale.



La percezione dello stimolo tattile: lo stimolo meccanico apre canali attivati da stiramento

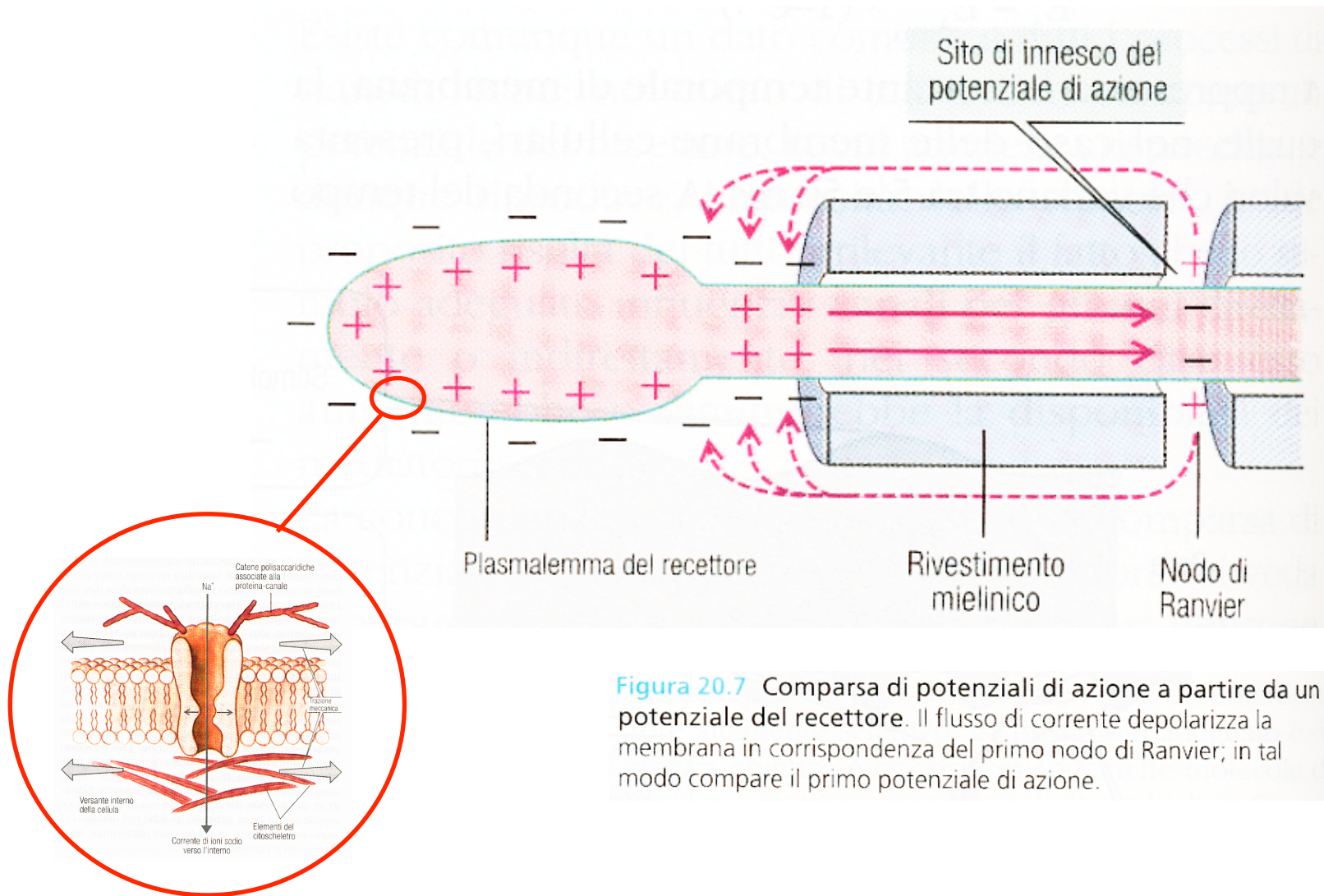


Figura 20.7 Comparsa di potenziali di azione a partire da un potenziale del recettore. Il flusso di corrente depolarizza la membrana in corrispondenza del primo nodo di Ranvier; in tal modo compare il primo potenziale di azione.

La successione degli eventi durante la percezione

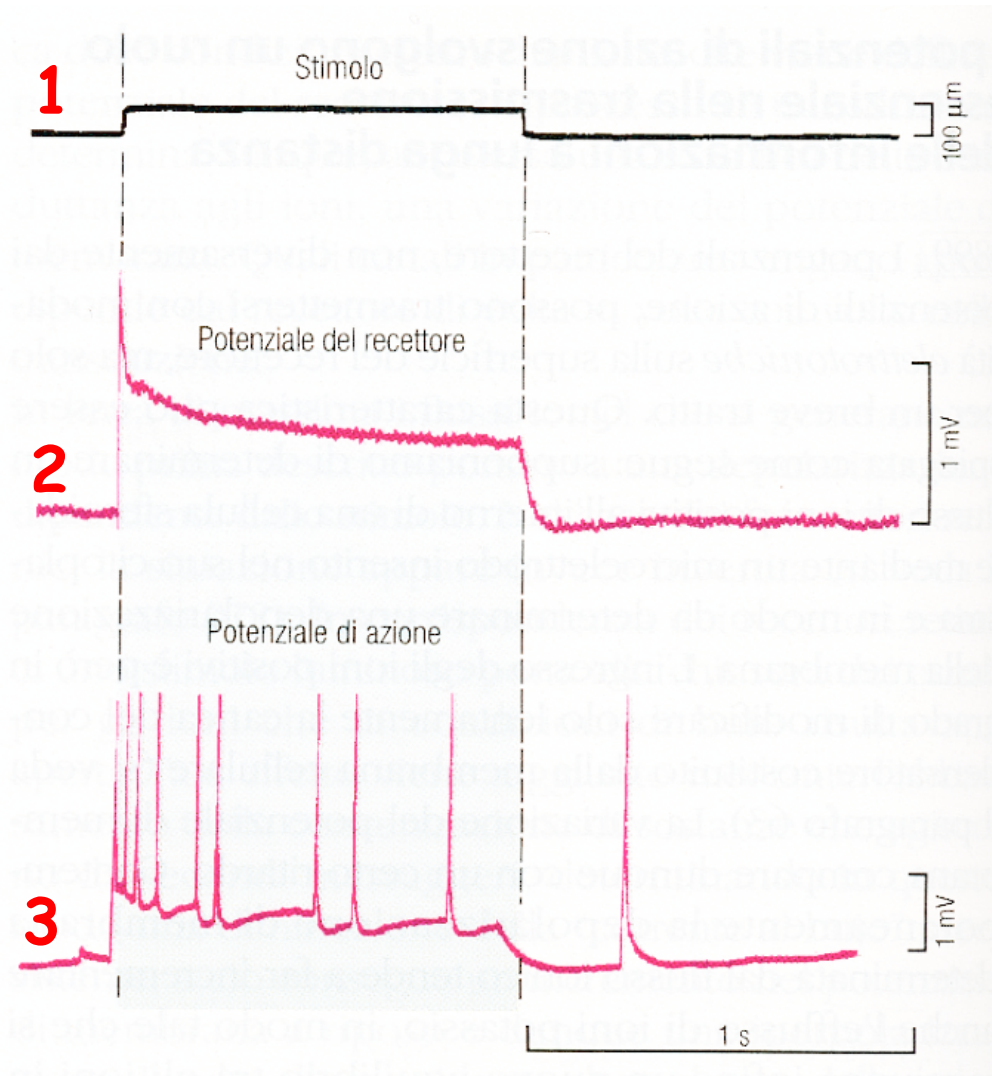


Figura 20.6 Registrazioni originali di un potenziale del recettore e di un potenziale di azione lungo una fibra afferente proveniente da un fuso neuromuscolare in seguito a uno stimolo meccanico a forma di onda quadra (registrazione originale fornita dal Dr. H. Querfurth). La registrazione del potenziale del recettore è stata ottenuta utilizzando una tecnica particolare che consiste nell'ostacolare la comparsa del potenziale di azione mediante la somministrazione di un anestetico locale.

L' intensità dello stimolo adeguato determina il numero dei canali ionici attivati

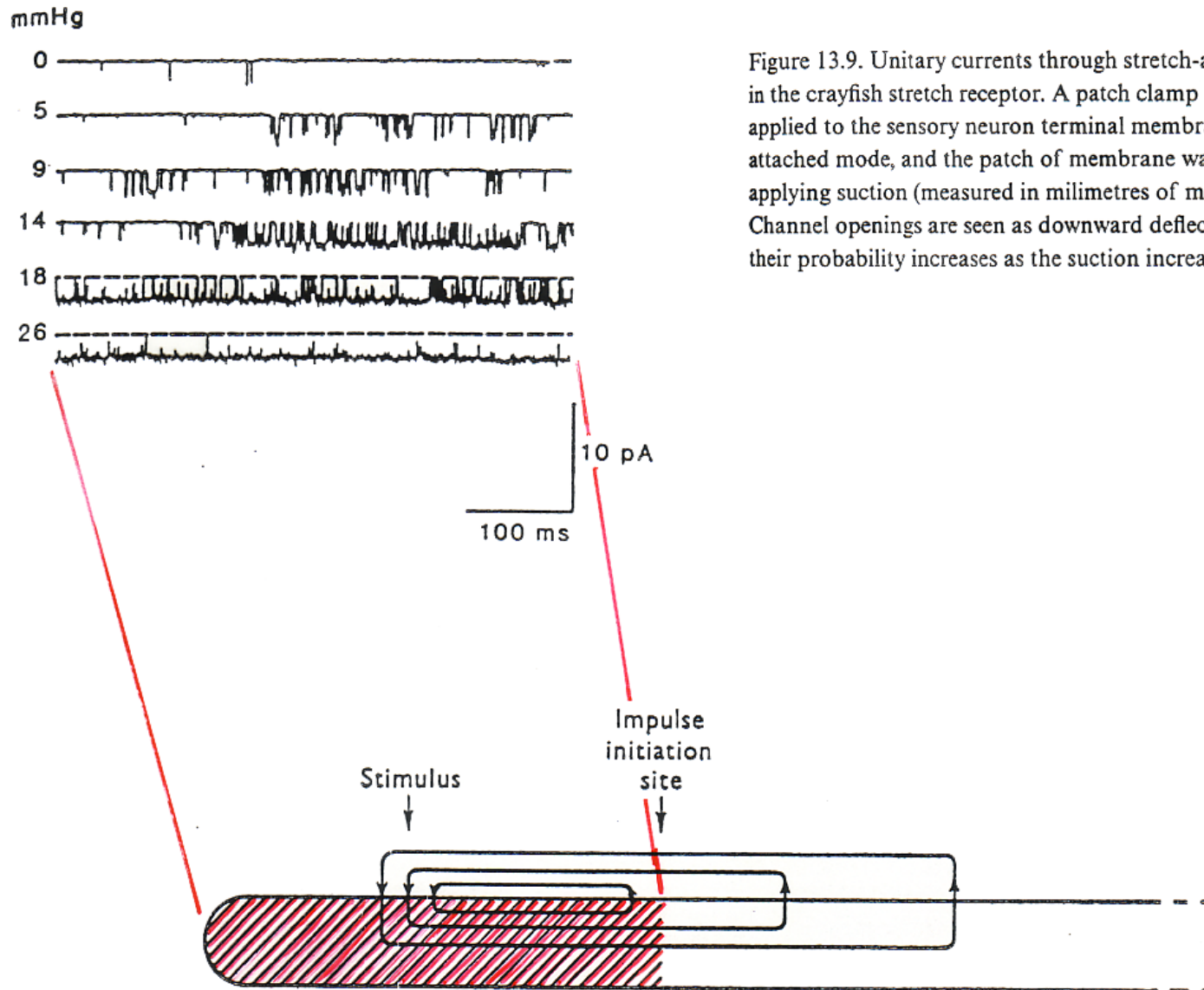


Figure 13.9. Unitary currents through stretch-activated channels in the crayfish stretch receptor. A patch clamp pipette was applied to the sensory neuron terminal membrane in the cell-attached mode, and the patch of membrane was stretched by applying suction (measured in millimetres of mercury, mmHg). Channel openings are seen as downward deflections of the trace; their probability increases as the suction increases.

L'intensità dello stimolo adeguato è tradotta in:

- ampiezza del potenziale di recettore
- frequenza di potenziali d'azione

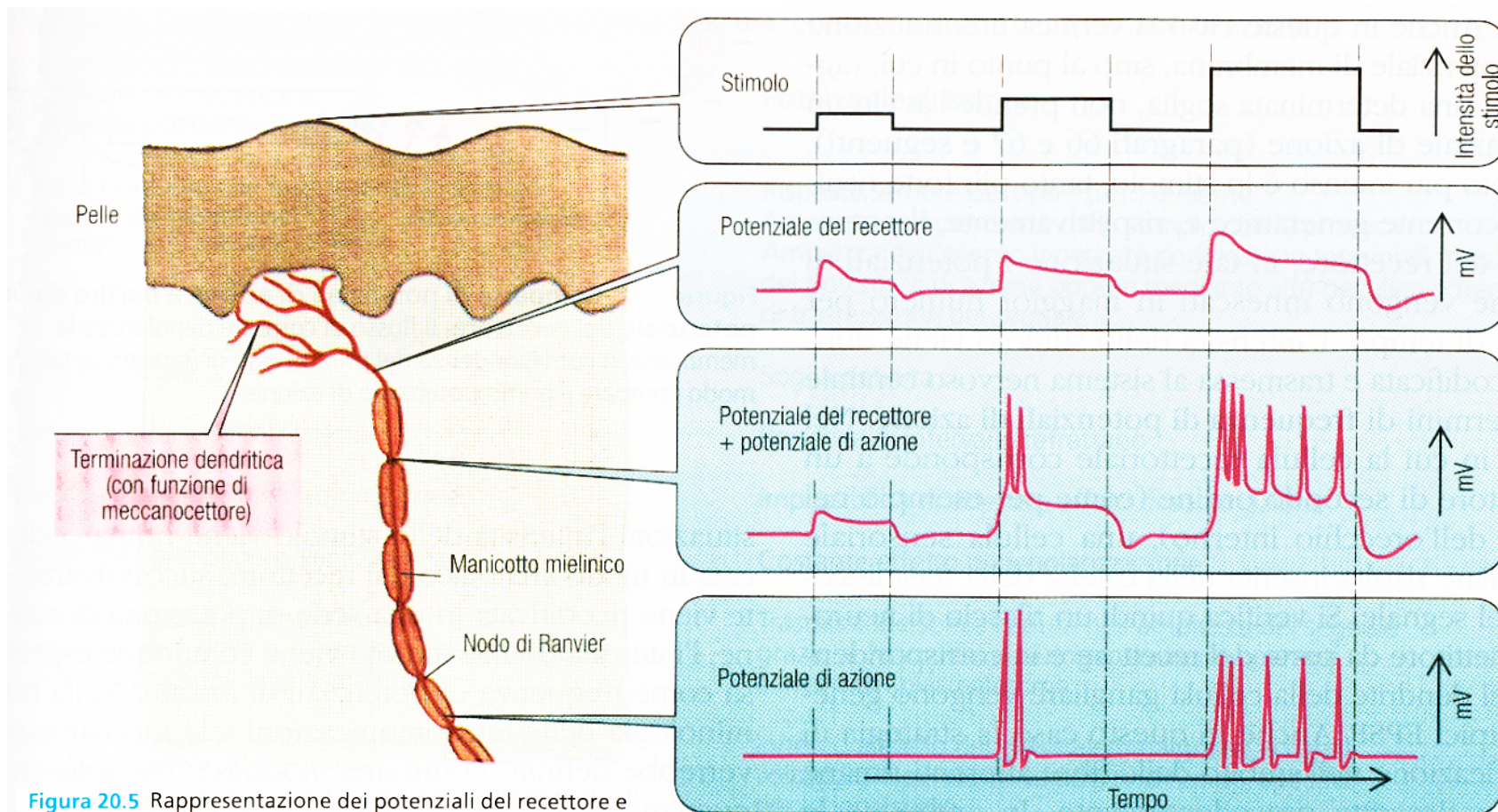
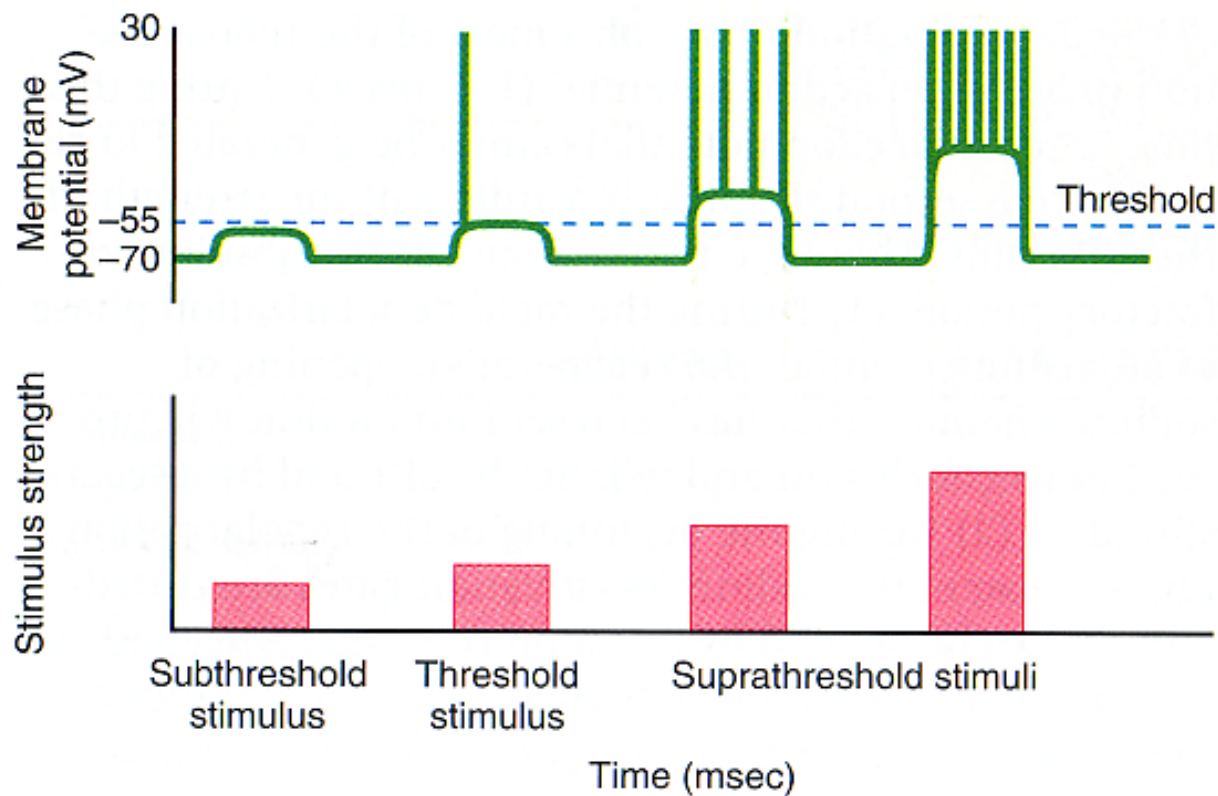


Figura 20.5 Rappresentazione dei potenziali del recettore e dei potenziali di azione in corrispondenza di un recettore cutaneo da strimento. Si consideri il comportamento dei recettori differenziali (si veda il paragrafo 900) all'inizio e al termine dello stimolo.

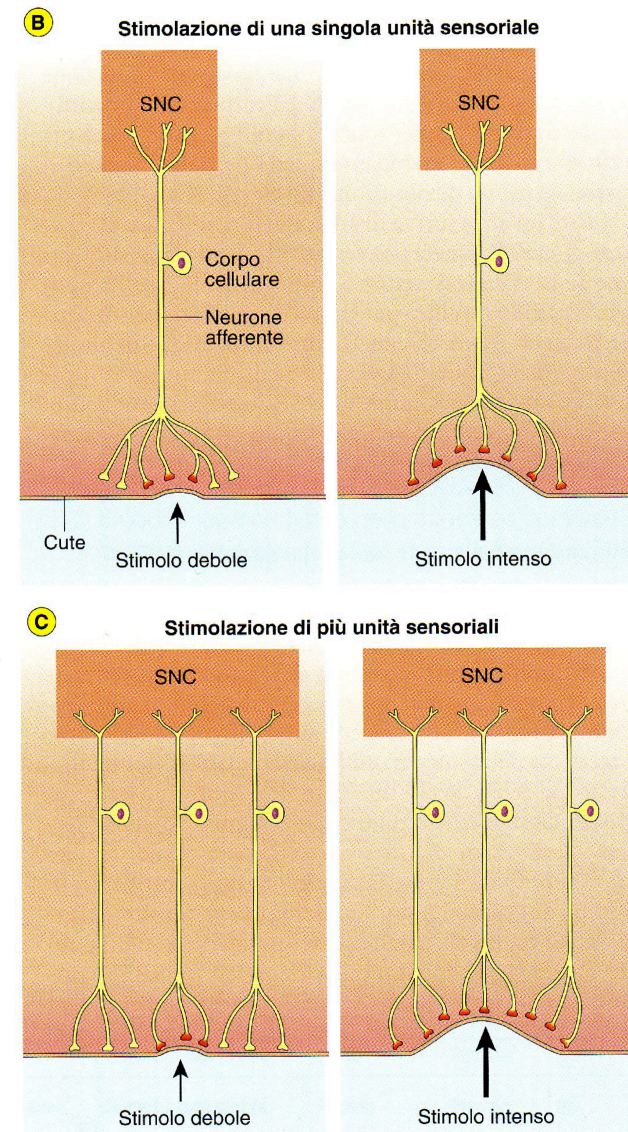
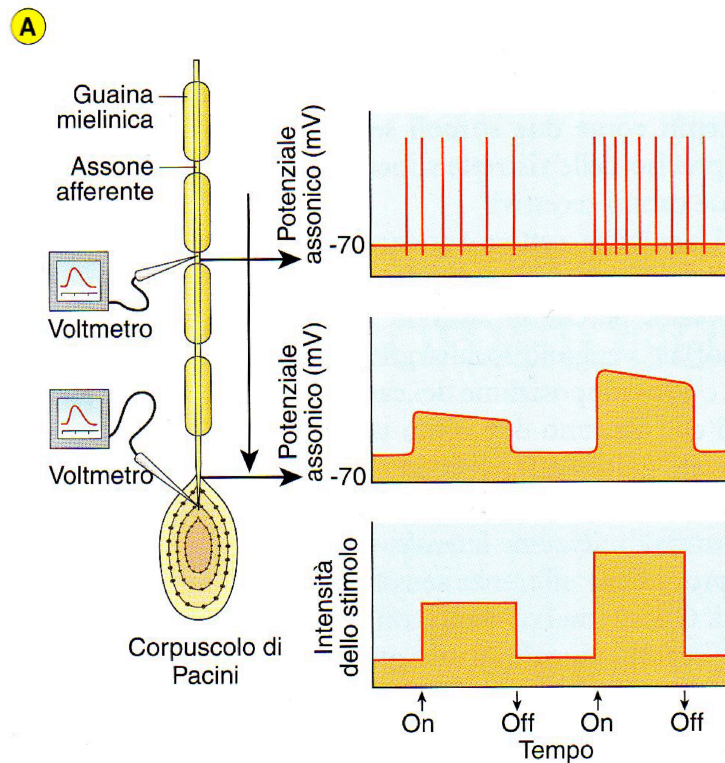
La frequenza dei potenziali d'azione è proporzionale all'intensità dello stimolo adeguato

FIGURE 6.18 Frequency coding: how action potentials convey intensity of stimuli. *The subthreshold stimulus does not generate an action potential, and the threshold stimulus generates a single action potential. The weaker of the two suprathreshold stimuli generates a burst of action potentials, whereas the stronger suprathreshold stimulus generates an even higher frequency of action potentials.*



Dall' intensità dello stimolo adeguato alla frequenza dei potenziali d' azione

Figura 6.4 Codificazione dell'intensità dello stimolo. **A)** Variazioni del potenziale di membrana lungo l'assone (grafico in alto) e a livello della porzione recettoriale dell'assone (grafico centrale) di un recettore del sistema somatosensoriale (corpuscolo di Pacini) attivato da due impulsi di diversa intensità (grafico in basso). Lo stimolo più intenso corrisponde ad un potenziale generatore di maggior ampiezza che genera una scarica di potenziali d'azione a frequenza più elevata. **B)** La stimolazione più intensa attiva più terminali appartenenti alla stessa unità sensoriale. **C)** La stimolazione più intensa recluta più unità sensoriali.



Proprietà delle cellule recettoriali: l'adattamento

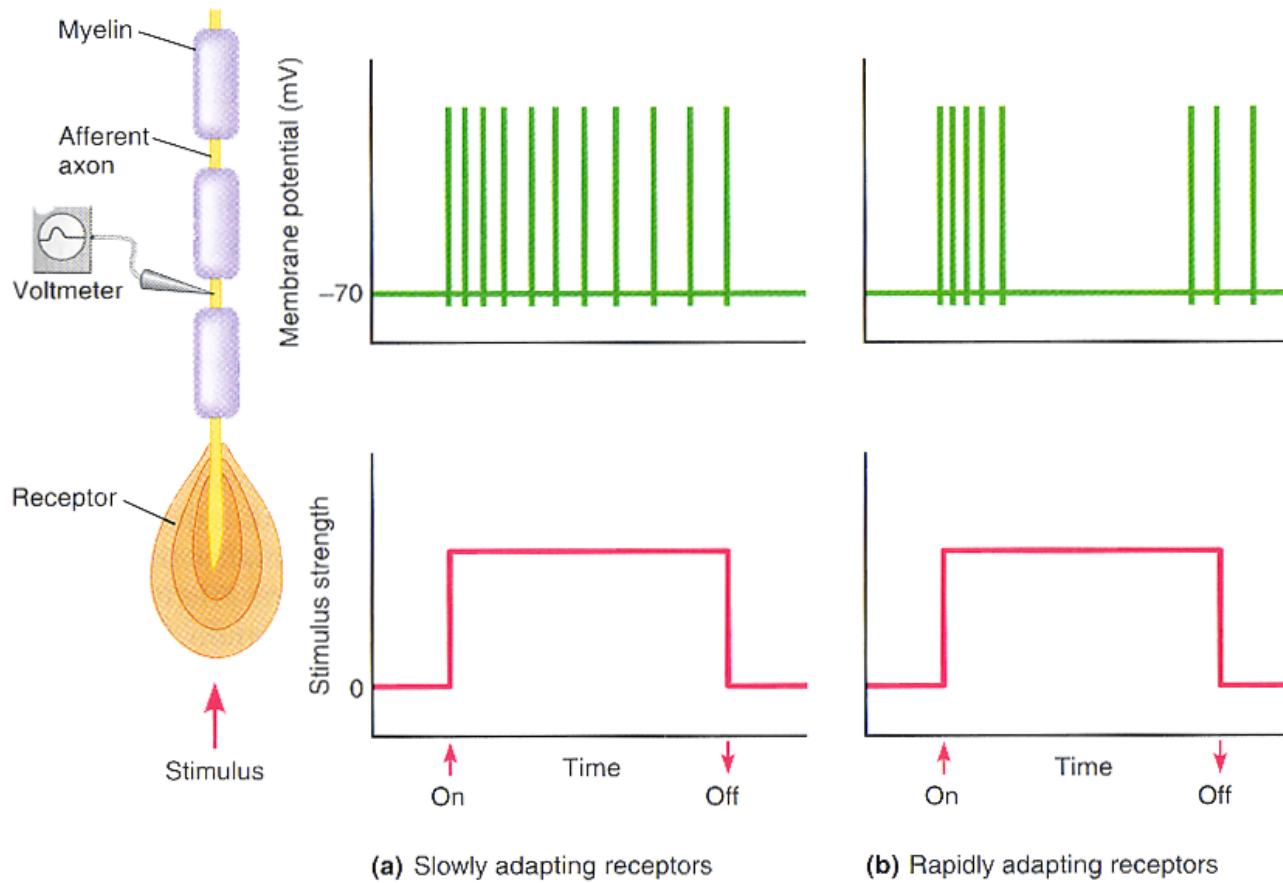


FIGURE 9.8 Coding of stimulus duration. (a) In axons associated with slowly adapting receptors, action potentials are propagated for the duration of the stimulus and generally decline slightly in frequency while the stimulus persists. (b) Rapidly adapting receptors do not code for stimulus duration; they generate action potentials when the stimulus is first applied and when it ceases.

Can a stimulus of very strong intensity produce action potentials at such a fast rate that they sum? Explain why or why not.

No, because action potentials have refractory periods.

Cellule recettoriali
non capsulate

Cellule recettoriali
capsulate

Proprietà delle cellule recettoriali: il campo recettoriale

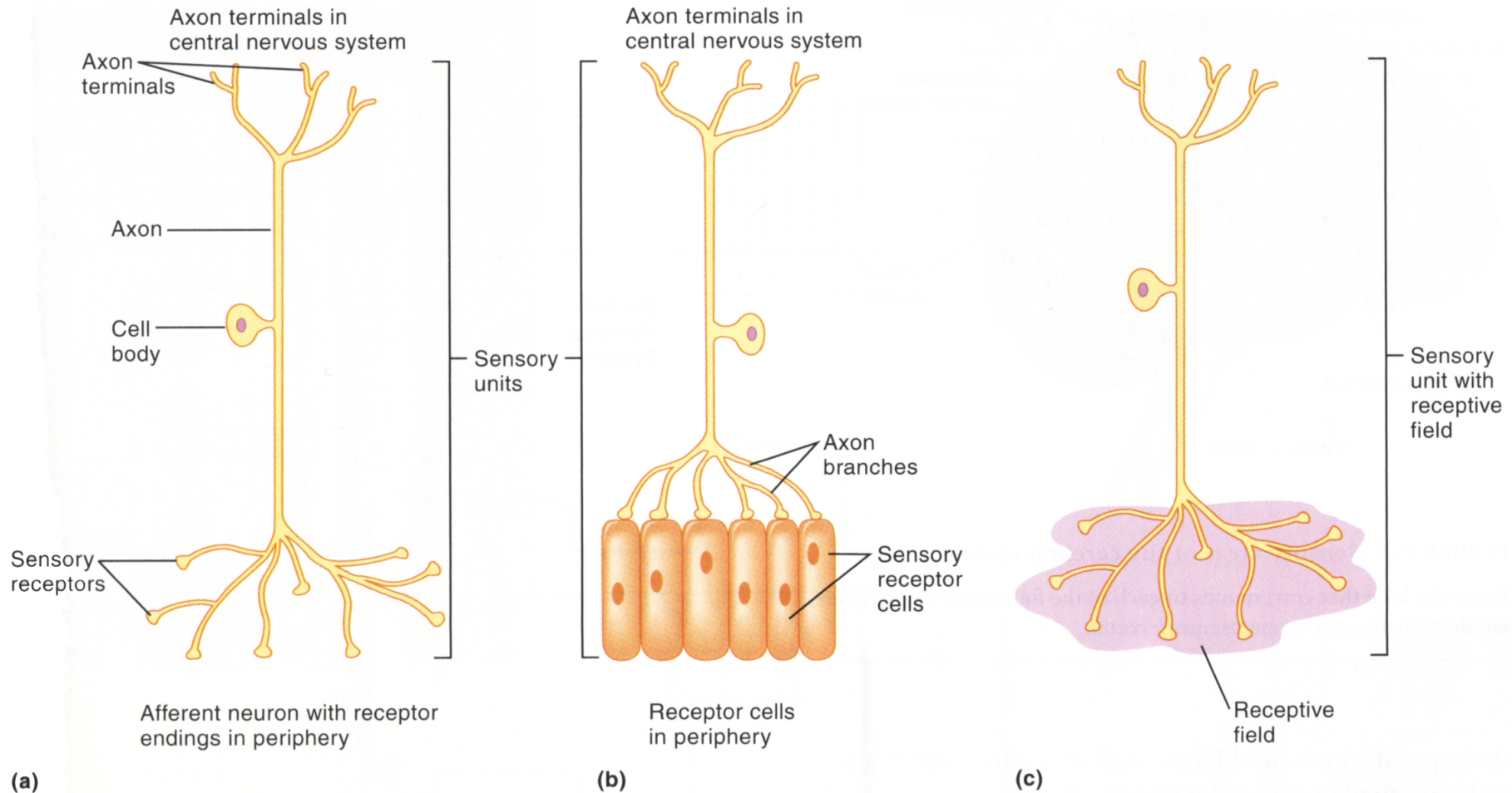
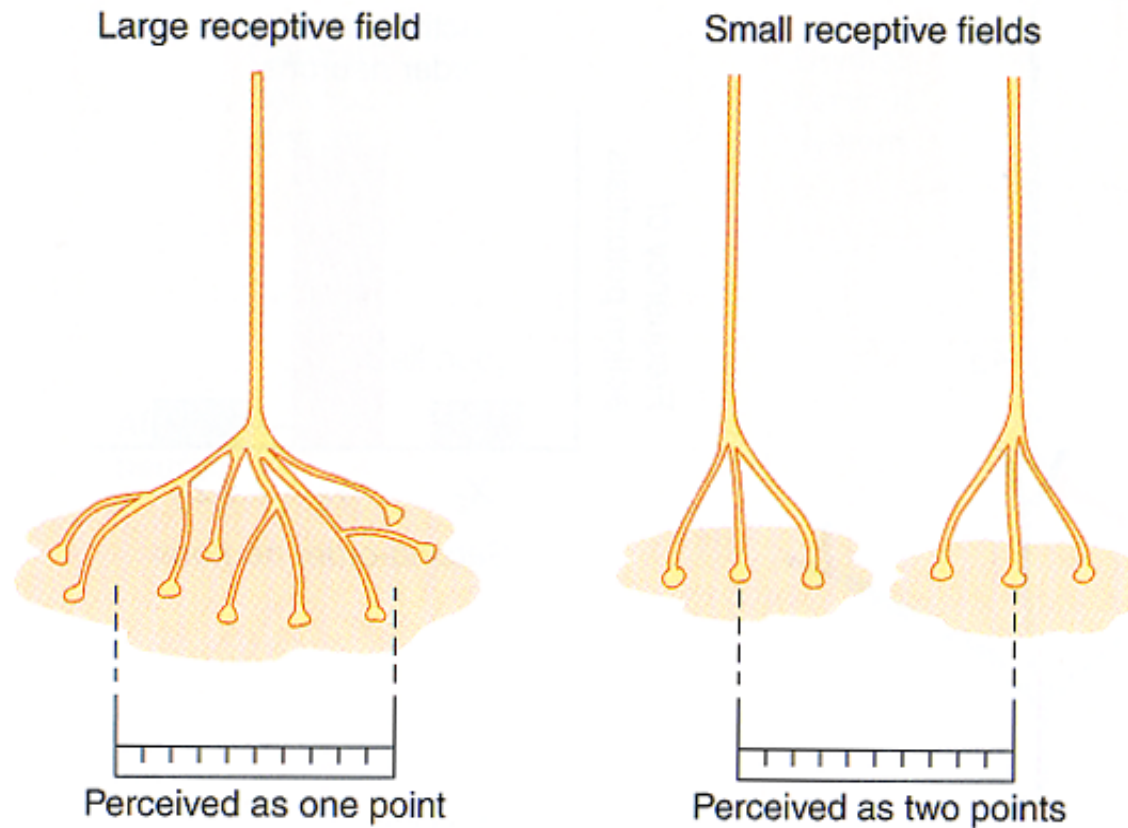


FIGURE 9.4 Sensory units and receptive fields. (a) A sensory unit in which the receptors are specialized endings of the afferent neuron. (b) A sensory unit in which the receptors are separate cells, each of which communicates to a single afferent neuron. (c) The receptive field for the sensory unit depicted in a.

Le dimensioni del campo recettoriale determinano la capacità discriminativa

FIGURE 9.12 Two-point discrimination. *The ability to discriminate between two separate points depends on the activation of separate receptive fields. The smaller the receptive field, the greater the ability for two-point discrimination, and the greater the tactile acuity.*



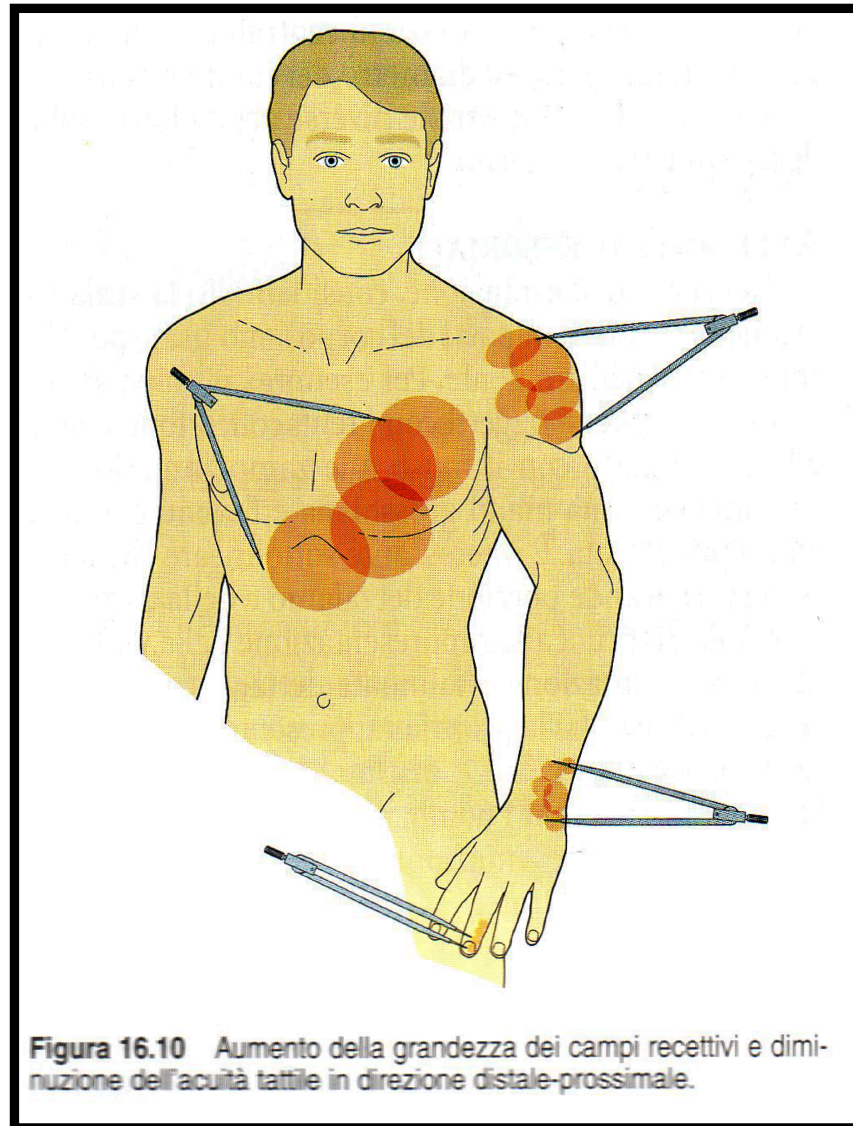


Figura 16.10 Aumento della grandezza dei campi recettivi e diminuzione dell'acuità tattile in direzione distale-proximale.

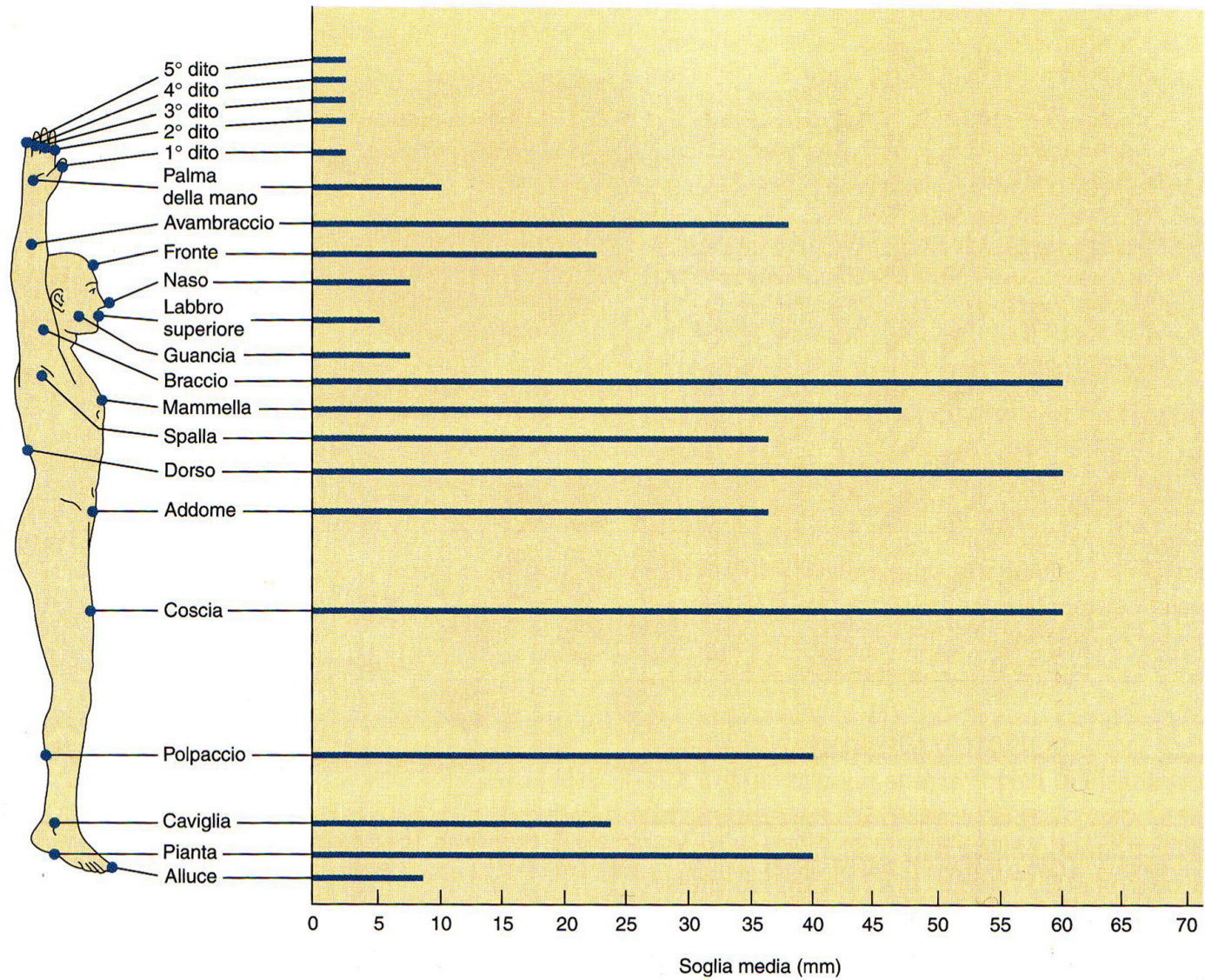
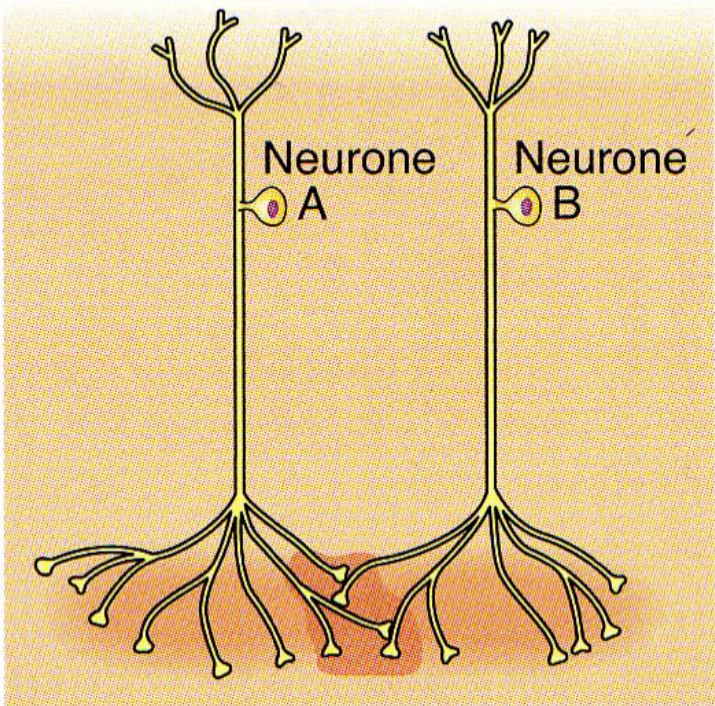


Figura 16.11 Acuità tattile sulle diverse parti del corpo. La soglia media indica la distanza fra due punte di un compasso necessaria per percepire le due punte come distinte.

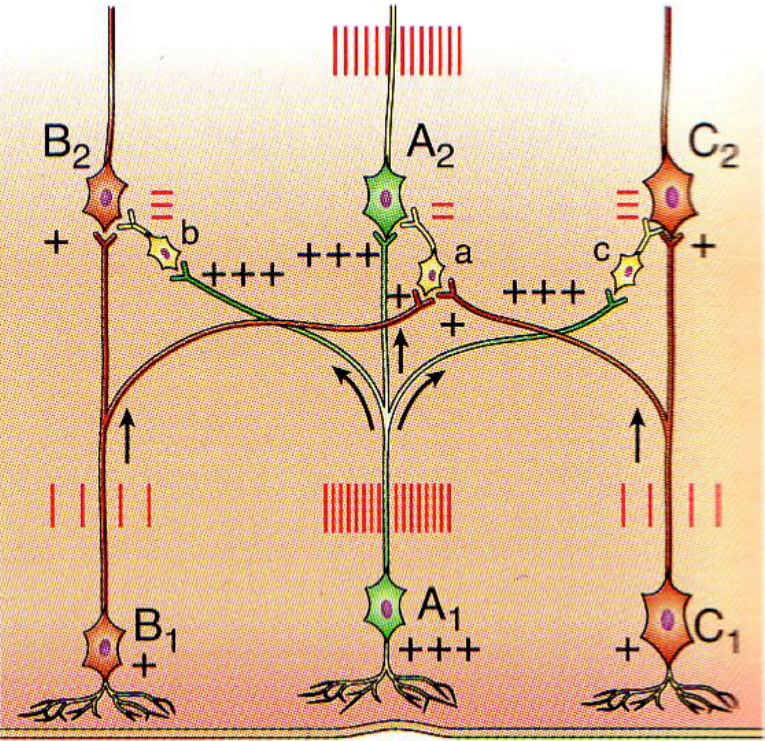
L'inibizione laterale e la discriminazione spaziale

B



Campo recettivo A Campo recettivo B

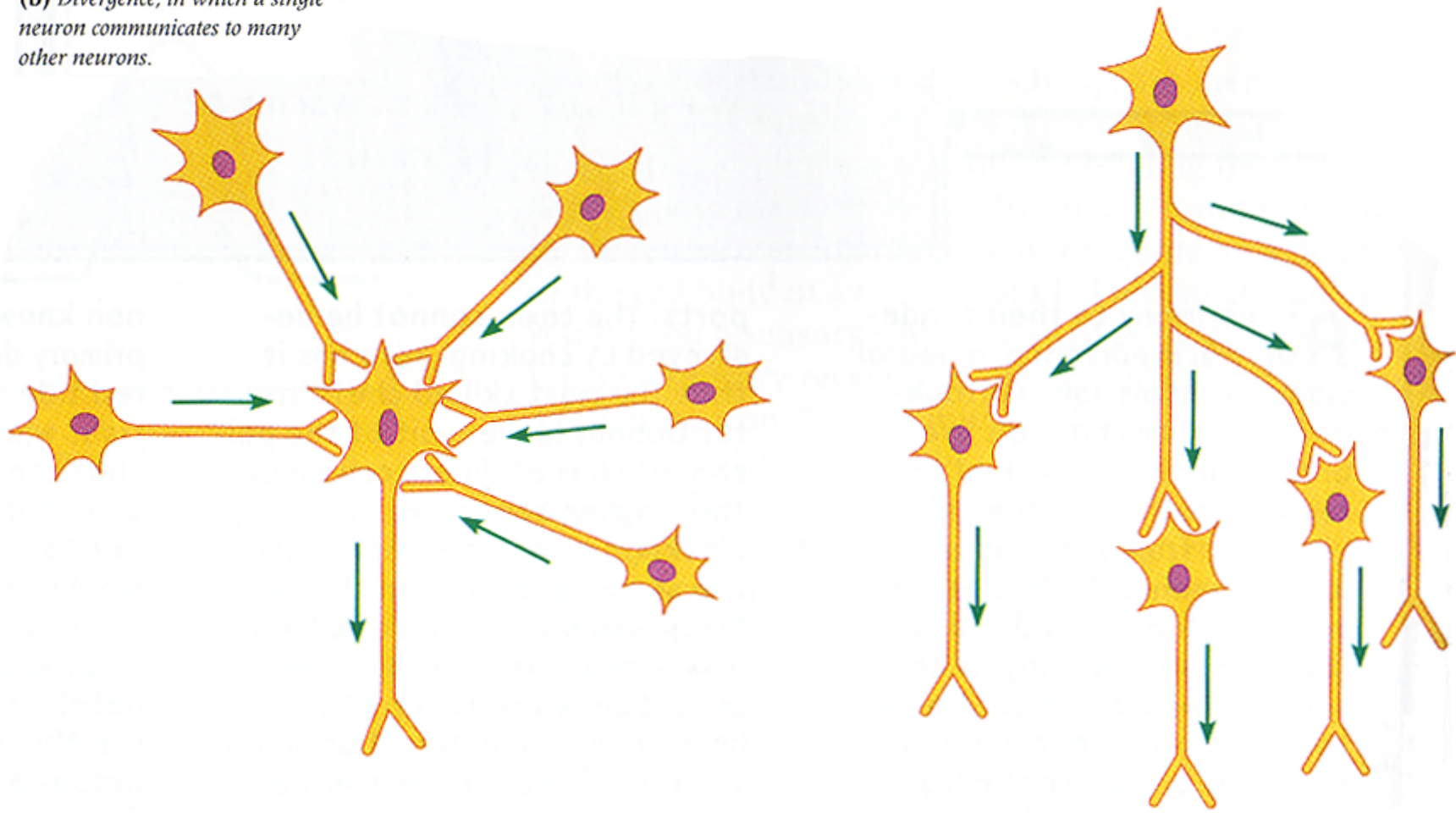
C



B) La parziale sovrapposizione dei campi recettivi di due unità sensoriali adiacenti migliora l'acuità percettiva. **C)** L'inibizione laterale consente di individuare con maggior precisione il punto in cui lo stimolo attiva maggiormente il sistema recettoriale. + = intensità dell'attivazione della trasmissione sinaptica eccitatoria; - = intensità della trasmissione sinaptica inibitoria; barre verticali rosse: potenziali d'azione.

La convergenza e la divergenza delle vie nervose

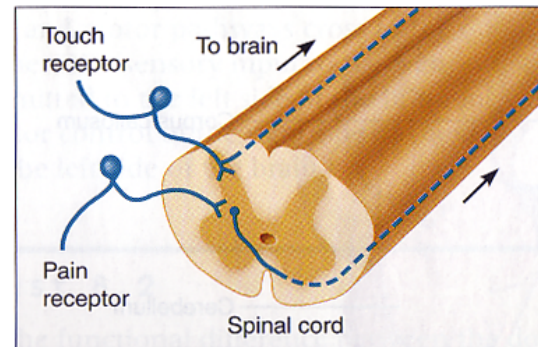
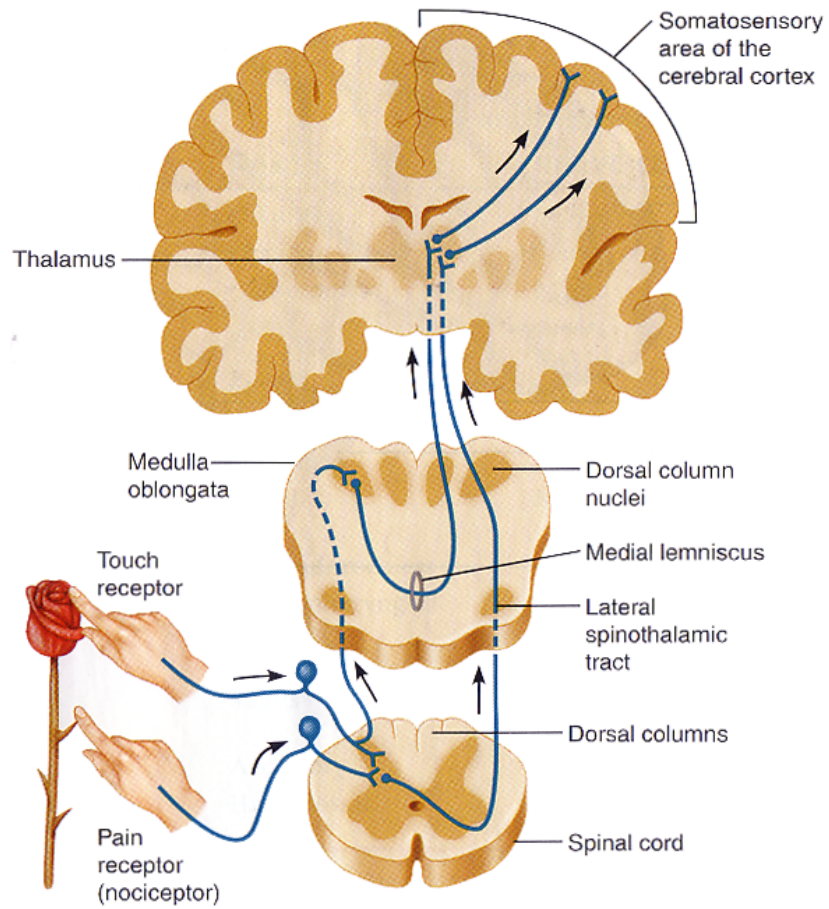
FIGURE 6.11 Types of neural circuitry. (a) *Convergence*, in which many neurons communicate with a single neuron. (b) *Divergence*, in which a single neuron communicates to many other neurons.



(a) Convergence

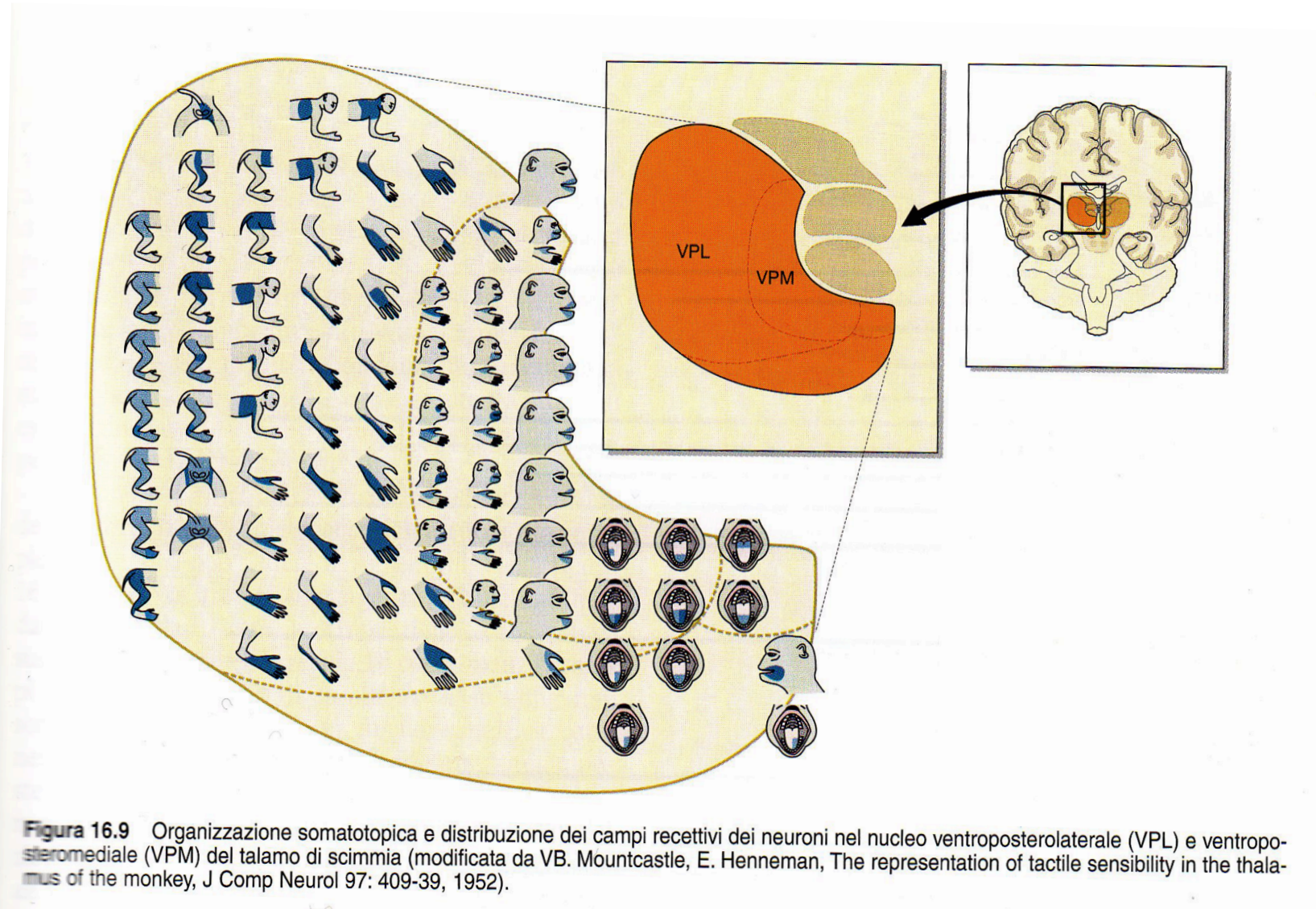
(b) Divergence

Le diverse vie nervose afferenti (o ascendenti)



(a) Ascending tracts

Organizzazione somatotopica dei campi recettivi nel talamo



Le aree corticali secondo A. Brodmann

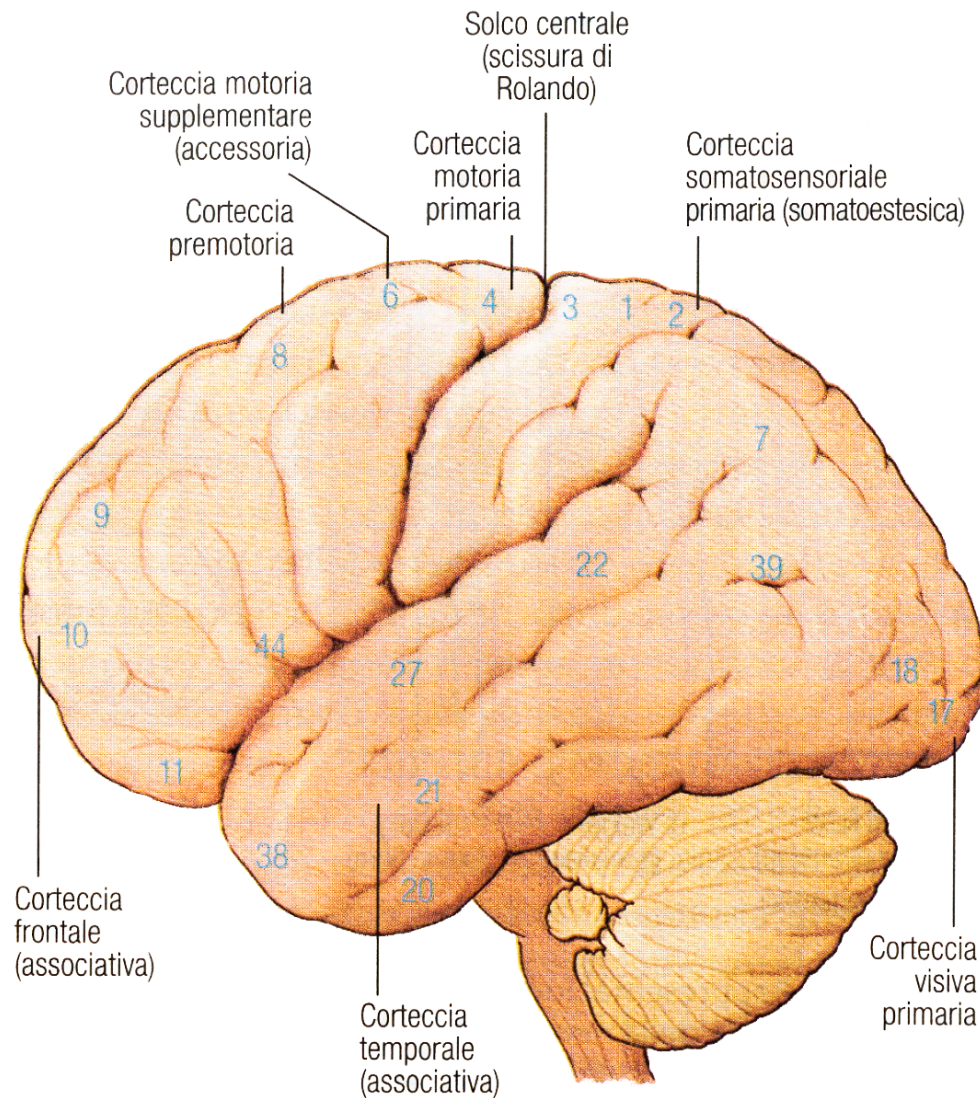
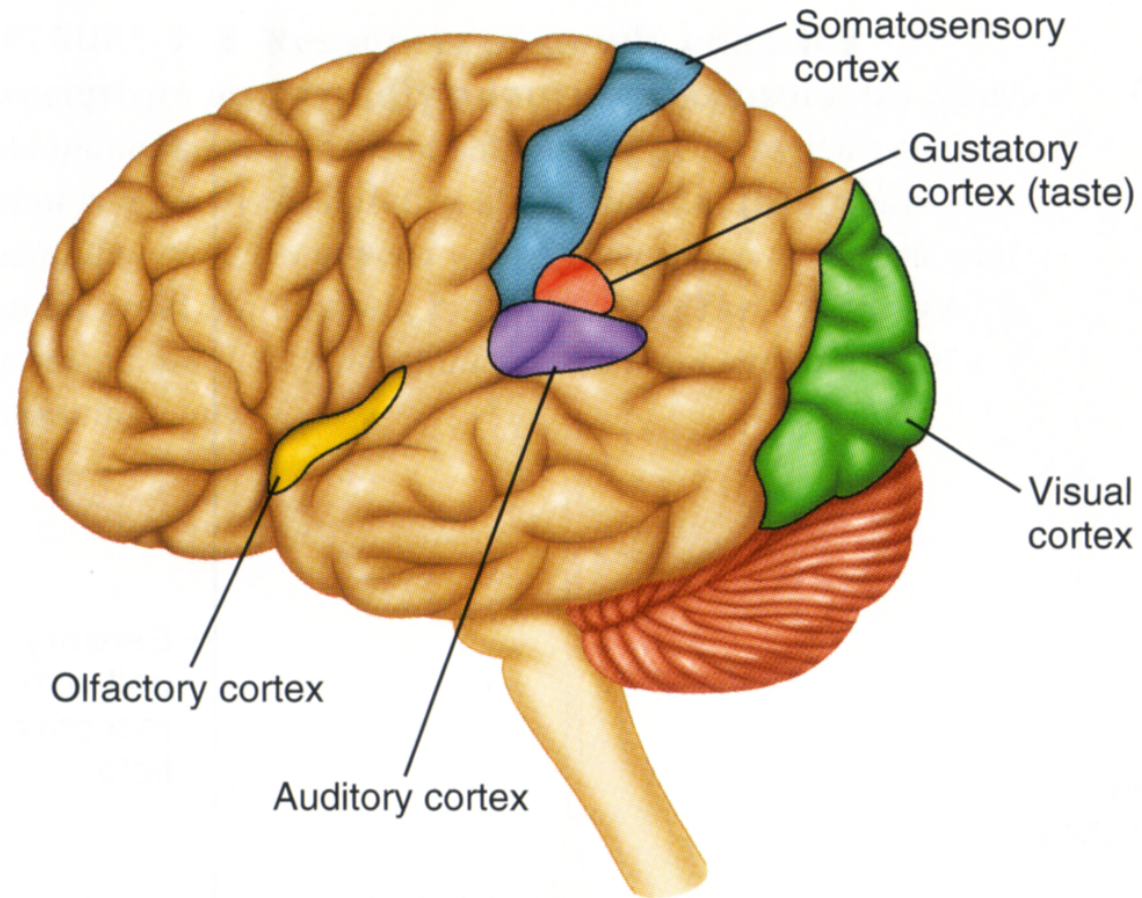


Figura 29.4 La suddivisione istologica della *neocortex* secondo A. Brodmann. ("Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde". Barth, Leipzig 1905). L'encefalo è mostrato in norma laterale come in Figura 29.1. È rappresentato il solco centrale (fessura di Rolando) che separa la corteccia motoria da quella sensoriale. Sono indicati soltanto i numeri dei "campi di Brodmann" più importanti, ai quali il medico si riferisce più frequentemente (si confronti con la Figura 29.1).

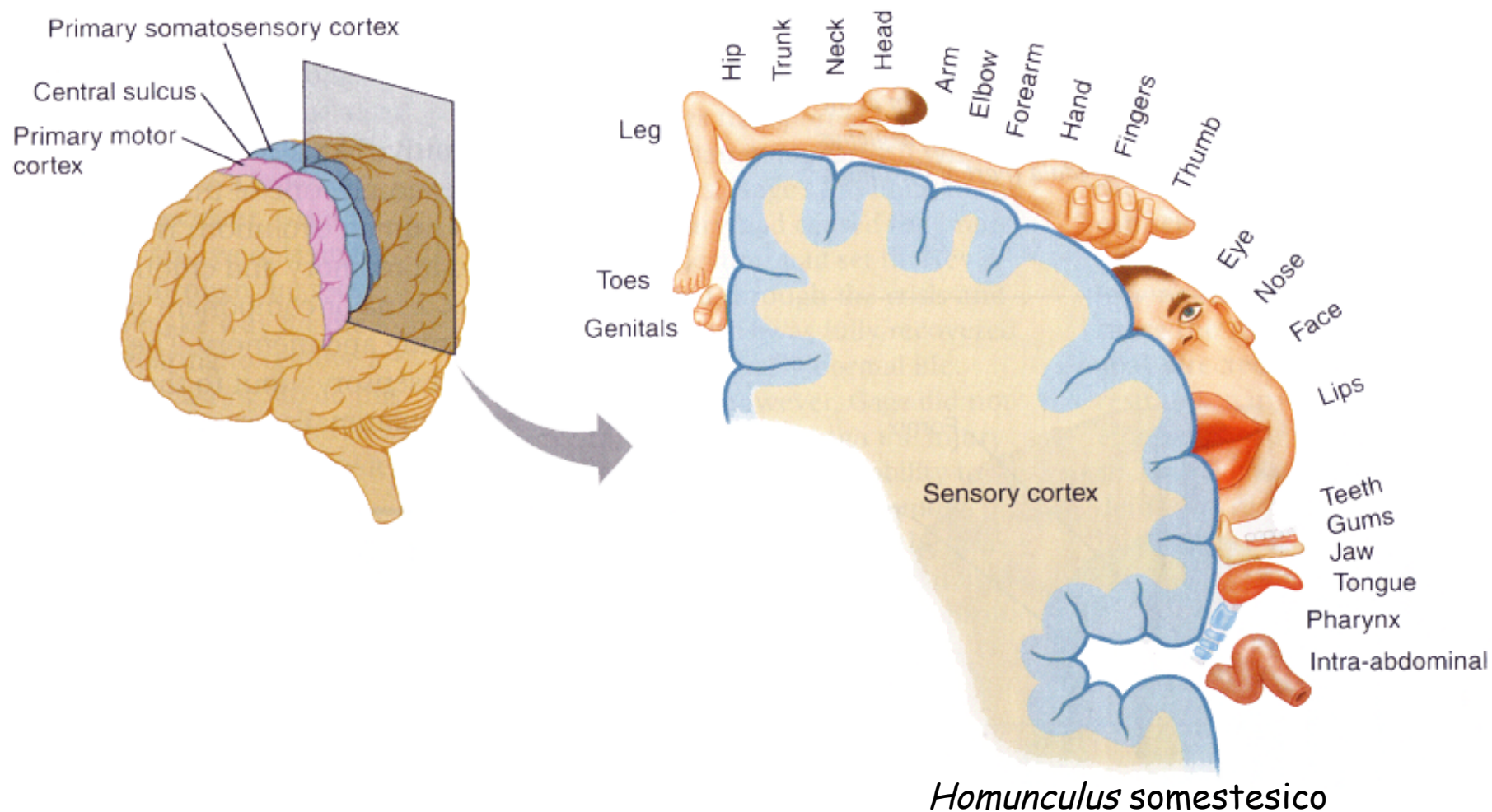
Le aree sensitive corticali

FIGURE 9.5 Sensory areas of the cerebral cortex.

Name the lobe that corresponds to each of the following: visual cortex, auditory cortex, and somatosensory cortex.



Organizzazione somatotopica dei campi recettivi nella corteccia



Mappe somatosensitive di alcune specie animali

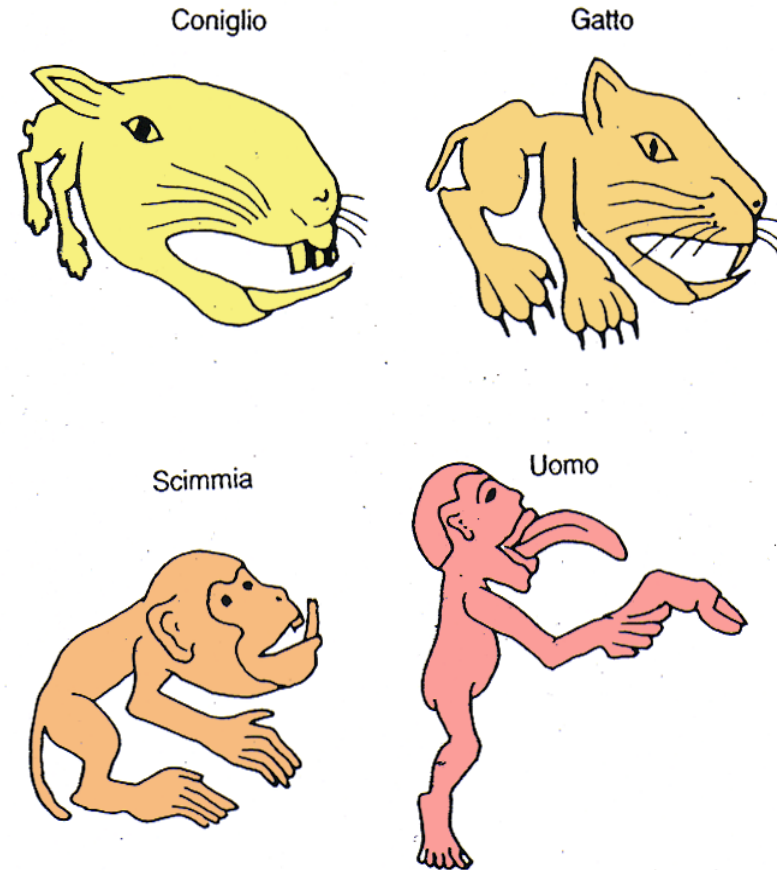


FIGURA 26-6

In questi disegni schematici, basati su studi di derivazione delle risposte evocate dal talamo e dalla corteccia cerebrale è riportata l'importanza relativa per la sensibilità somatica delle varie regioni corporee di alcune specie animali.

La rappresentazione spaziale dell'oggetto-stimolo

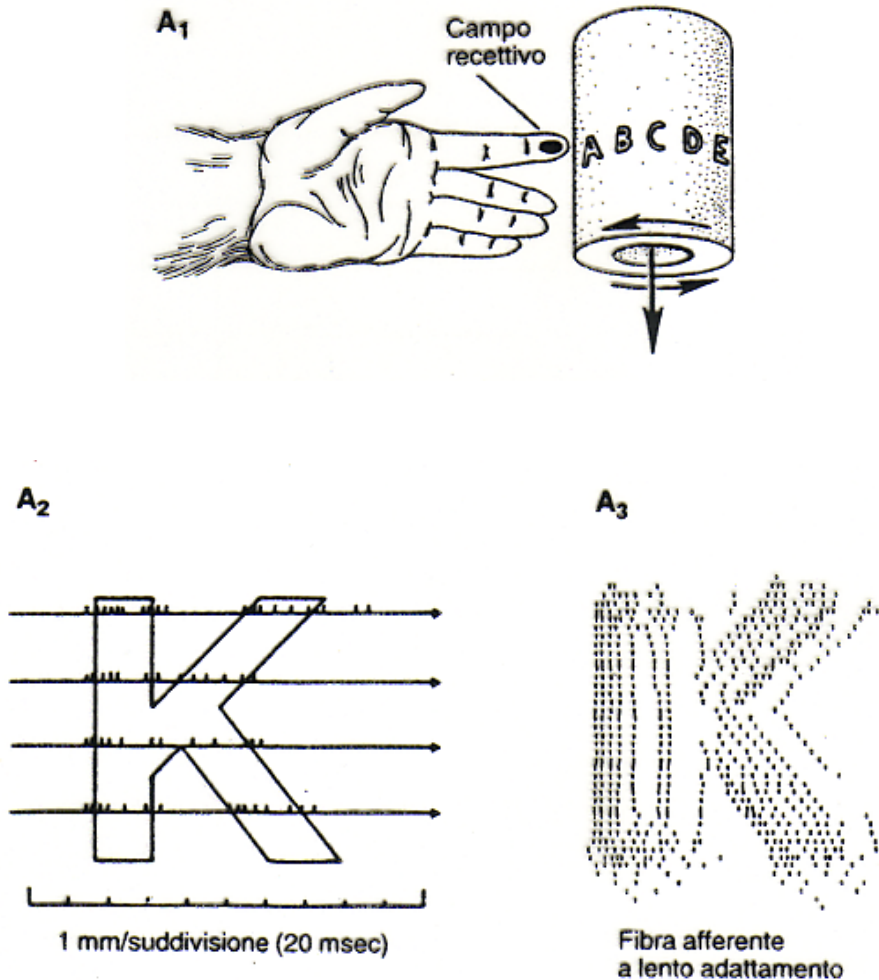


FIGURA 26-12

Caratteristiche spaziali di lettere in rilievo codificate dalla scarica di meccanocettori cutanei e di neuroni della corteccia somatosensitiva primaria. (Modificata, da Phillips et al., 1988).

A. 1. Lettere in rilievo su un tamburo cilindrico usate nello studio delle caratteristiche spaziali dell'attività neuronale di meccanocettori cutanei che innervano la punta delle dita e, in esperimenti distinti, di neuroni corticali delle aree 3b e 1 di Brodmann. Le lettere dell'alfabeto venivano ripetutamente fatte passare sul campo recettivo della punta delle dita di una scimmia facendo ruotare il tamburo. I potenziali d'azione di singole fibre afferenti (o di singoli neuroni corticali) evocati da ogni lettera sono stati riportati nei cosiddetti *grafici degli eventi spaziali*.

2. I grafici degli eventi spaziali venivano costruiti nel modo seguente. Le lettere in rilievo (alte circa 6 mm e con un rilievo di 500 μm) venivano fatte passare (per 50 volte alla velocità di 50 mm/s) in corrispondenza di una determinata parte del campo recettivo di un neurone che innerva il cuscinetto di un dito, provocando quindi nel neurone l'insorgenza di potenziali d'azione. Si faceva ruotare il tamburo e lo stimolo veniva spostato attraverso il campo recettivo in senso prossimo-distale (ad ogni passaggio la barretta verticale della K entrava per prima nel campo recettivo). Dopo ogni passaggio il tamburo veniva spostato di 200 μm in senso verticale, sempre all'interno del campo recettivo, e quindi veniva eseguito un altro passaggio. Si procedeva a registrare i potenziali d'azione generati da ogni stimolo, sincronizzandoli rispetto ai corrispondenti indicatori della posizione dello stimolo, e le risposte del neurone venivano ordinate dall'alto in basso in modo tale da assegnare loro una sede spaziale rispetto alla superficie dello stimolo. 3. Nel grafico degli eventi spaziali per la lettera K riportato in figura ogni potenziale d'azione presente in A₂ è rappresentato da un punto.

B. 1. Grafici degli eventi spaziali ottenuti da tre tipi di fibre afferenti primarie di Scimmia: fibra a lento adattamento (in alto), a rapido adattamento (in mezzo) e del corpuscolo del Pacini (in basso). 2. Grafici degli eventi spaziali ottenuti da cinque neuroni a lento adattamento dell'area 3b di Scimmia.

Riorganizzazione dell'homunculus somestesico: la sindrome dell'arto fantasma

Riquadro 16.1

HOMUNCULUS PLASTICO

La rappresentazione della superficie cutanea nel sistema nervoso centrale non è rigida, ma si può modificare in seguito a molti eventi. Per esempio, l'amputazione di un arto produce la riorganizzazione dell'*homunculus* somestesico.

La figura mostra le mappe sensoriali in SI a destra e a sinistra, analizzate con la magnetoencefalografia, in un paziente precedentemente amputato al braccio sinistro al di sotto del gomito. L'emisfero sinistro presenta una normale rappresentazione della faccia, della mano e della parte superiore del braccio, mentre nell'emisfero destro manca la rappresentazione della mano e si ha l'espansione della rappresentazione della faccia. Perciò la parte dell'*homunculus* somestesico rappresentante la mano è stata sostituita dalla rappresentazione della faccia. Ne consegue che, se si stimola con un ago la faccia e si chiede al paziente che cosa sente, egli riferisce di sentire l'ago in punti diversi da quelli stimolati. Infatti, le tre zone della faccia stimolate nella figura R16.1 (guancia, labbro superiore e inferiore) danno origine a una sensazione tattile alla mano sinistra che non esiste più. Inoltre, queste sensazioni sono organizzate topograficamente. Per esempio, la stimolazione della guancia produce sensazioni tattili sul pollice, quella del labbro superiore produce sensazioni sull'indice, quella del labbro

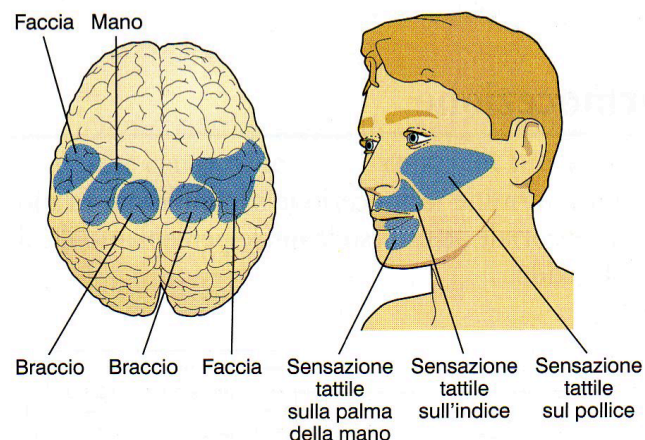


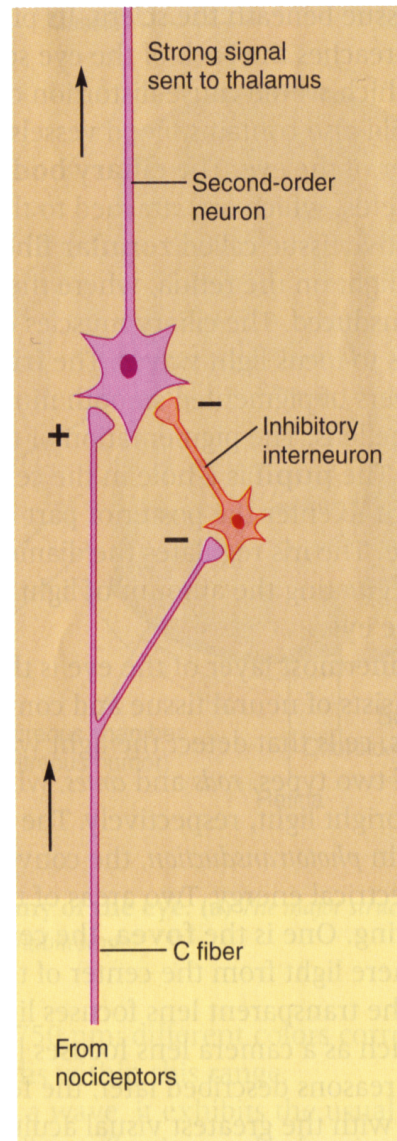
Figura R16.1 Riorganizzazione dell'area SI di destra in seguito ad amputazione dell'avambraccio sinistro e sensazioni evocate dalla stimolazione della faccia.

inferiore produce sensazioni sulla palma della mano. Questo succede non solo per le sensazioni tattili, ma anche per il caldo, il freddo, la vibrazione, il dolore.

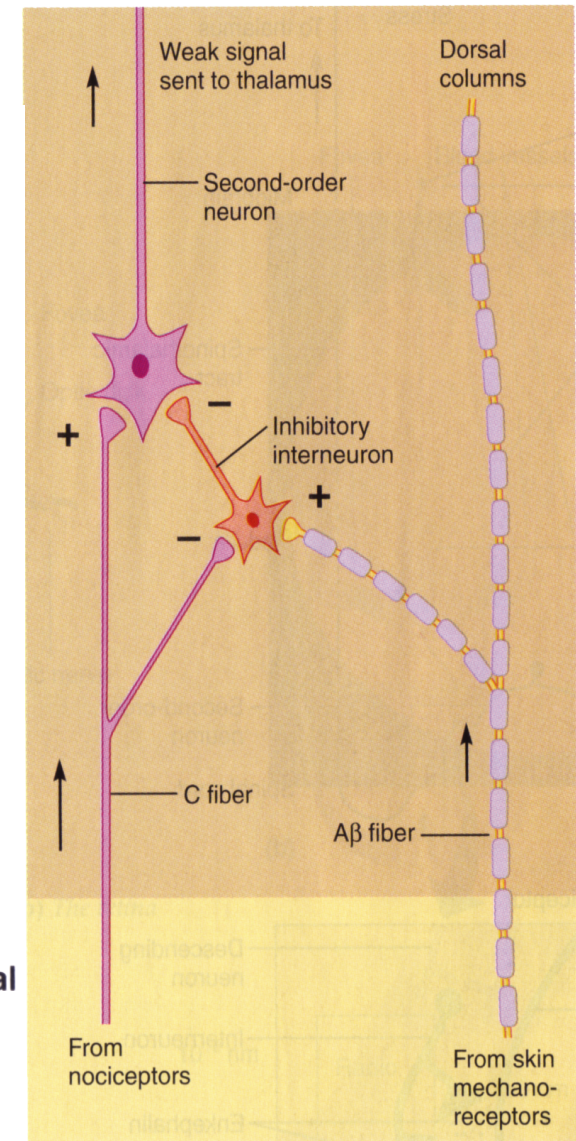
Questi fenomeni sono molto comuni negli amputati e vanno sotto il nome generale di sindrome dell'arto fantasma, in cui il soggetto percepisce l'arto amputato come se esistesse ancora.

Interazione funzionale
tra le vie nervose:

la teoria
del controllo a “cancello”



(a) Unmodulated pain



(b) Modulation of pain

La convergenza “anatomica” delle vie nervose: il dolore riferito

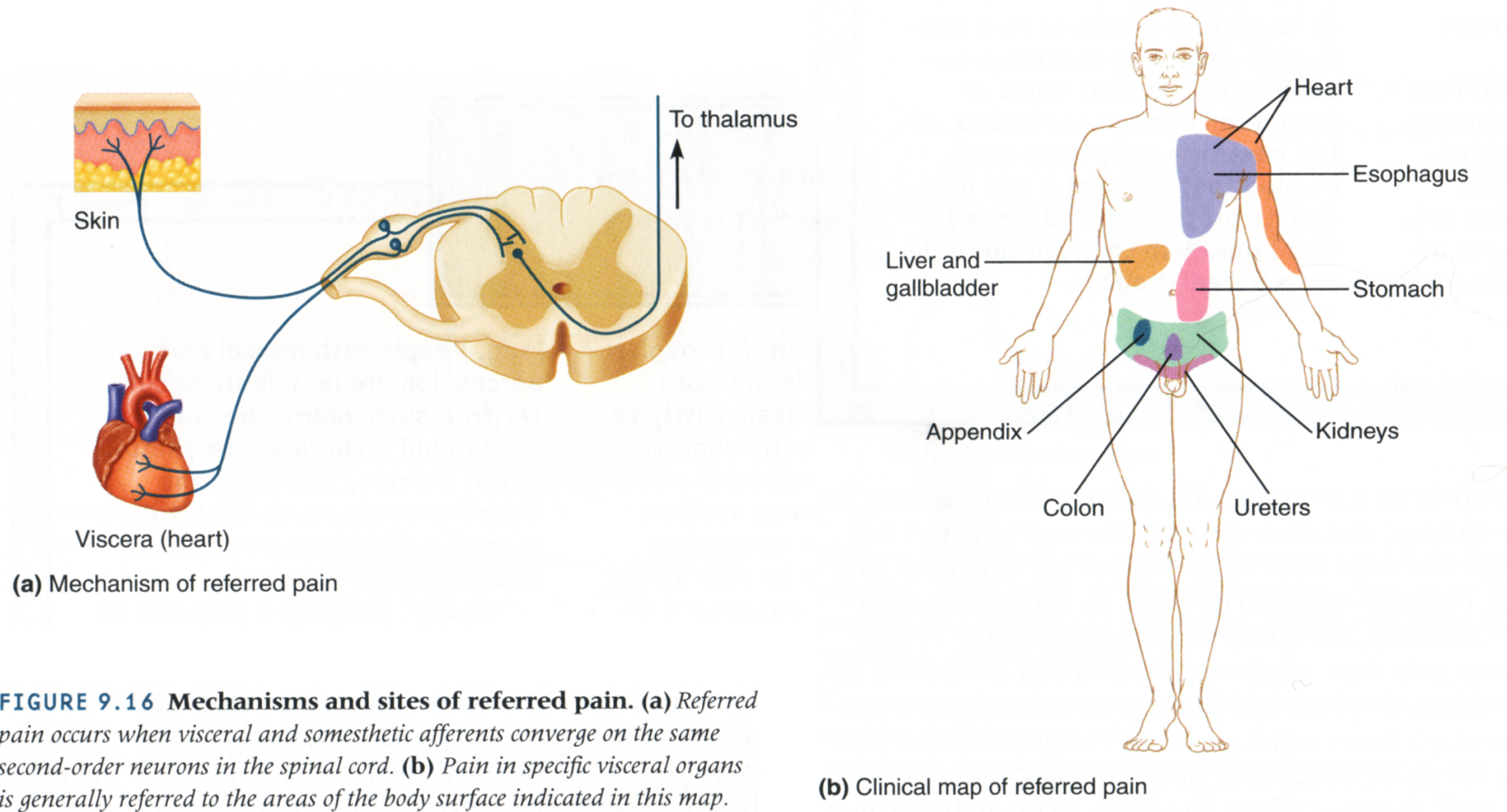


FIGURE 9.16 Mechanisms and sites of referred pain. (a) Referred pain occurs when visceral and somesthetic afferents converge on the same second-order neurons in the spinal cord. (b) Pain in specific visceral organs is generally referred to the areas of the body surface indicated in this map.