



Il Sistema Nervoso - Fisiologia

Fisiologia
Università degli Studi di Catania (UNICT)
27 pag.

Fisiologia

CdL Tecniche di Laboratorio Biomedico – 2023/2024

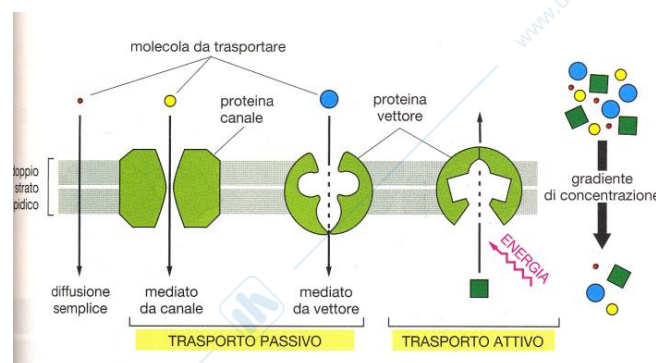
IL SISTEMA NERVOSO

Prima di iniziare a parlare del sistema nervoso vero e proprio dobbiamo capire come funzionano i trasporti di membrana, le cellule nervose, segnali elettrici trasmissioni sinaptiche. Solo dopo aver appreso punti possiamo passare alla descrizione del SN.

Per poter vivere, le cellule del nostro organismo hanno bisogno di scambiare continuamente sostanze con il liquido che le circonda.

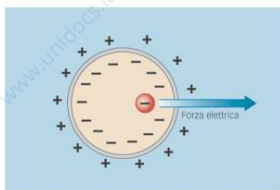
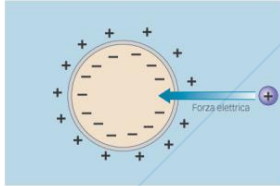
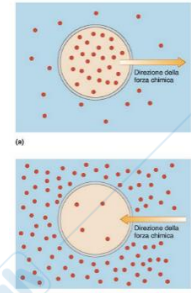
Quando l'ossigeno entra in una cellula o l'anidride carbonica esce, le molecole si muovono attraverso la membrana plasmatica *spontaneamente e non spende energia*; al contrario, occorre *spendere energia* quando, ad esempio, le molecole di glucosio vengono trasportate all'interno delle cellule epiteliali dell'intestino. Il trasporto di molecole attraverso una membrana viene chiamato **trasporto attivo** se *richiede energia* ed è sempre mediato da proteine di trasporto dette **pompe**, **trasporto passivo** se *non la richiede*. La **diffusione semplice**, il movimento di una molecola dentro o fuori la cellula a seguito di un suo moto termico, è una forma di trasporto passivo.

L'energia di una soluzione dipende dalla concentrazione del soluto; l'energia aumenta all'aumentare della concentrazione del soluto. Quindi i soluti si muovono passivamente da una zona a maggior concentrazione ad una zona a minor concentrazione, ovvero secondo il gradiente di concentrazione. *Per muoversi da una zona a bassa ad una ad alta concentrazione è richiesta energia.*



Le forze che guidano i trasporti attraverso membrana sono: *forze chimiche, forze elettriche e forze elettrochimiche.*

Quando una sostanza è presente a diverse concentrazioni ai due lati di una membrana, si stabilisce un **gradiente di concentrazione** attraverso la membrana, che indiamo con ΔC . Quando le molecole si muovono da una regione ad alta concentrazione ad una regione a più bassa concentrazione, possiamo dire che si muovono secondo il *gradiente di concentrazione*. Il movimento nella direzione opposta viene detto *contro il gradiente di concentrazione*. Definiamo il gradiente di concentrazione come una **forza chimica**. La velocità con cui una sostanza viene trasportata dipende dall' ampiezza del gradiente di concentrazione ed in genere aumenta all'aumentare del gradiente.

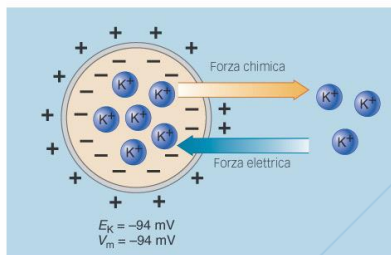
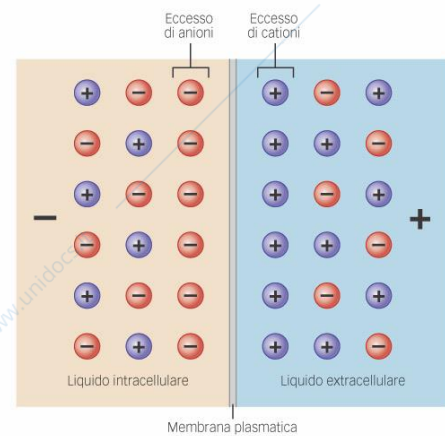


Le molecole che si muovono passivamente attraverso le membrane possono essere influenzate anche da fattori diversi dalle forze chimiche. Questo è particolarmente vero per gli ioni, che sono influenzati da *forze elettriche* oltre che da *forze chimiche*. Le forze elettriche originano dalla presenza di un **potenziale di membrana**, una *differenza di potenziale elettrico* che esiste tra i due lati della membrana nella maggior parte delle cellule. Un potenziale di membrana dipende da una diversa distribuzione di ioni positivi e negativi ai due lati della membrana plasmatica.

Gli ioni sono presenti in varie soluzioni saline, come ad esempio l'acqua di mare, ma normalmente non è possibile notare la presenza delle loro cariche elettriche, poiché il numero di cariche positive e di cariche negative è uguale. Una tale soluzione è detta *eletticamente neutra* poiché le cariche positive e quelle negative

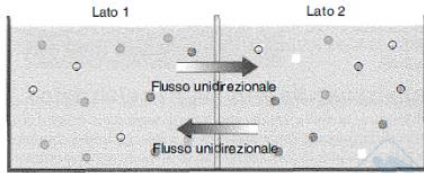
si annullano a vicenda dando luogo a una carica netta totale pari a zero. Similmente, anche la carica elettrica totale del nostro corpo è zero.

Nel liquido intracellulare e nel liquido extracellulare, i cationi e gli anioni sono presenti in numero diverso, per cui questi ambienti non sono elettricamente neutri. Il liquido intracellulare contiene un leggero eccesso di anioni rispetto ai cationi, cosa che gli conferisce una carica netta negativa. Il liquido extracellulare contiene un leggero eccesso di cationi rispetto agli anioni e, quindi, una carica netta positiva. Poiché le cariche positive e negative sono distribuite in modo diverso all'interno e all'esterno di una cellula, si dice che esiste una *separazione di cariche* ai due lati della membrana. Il potenziale di membrana della cellula riflette questa separazione di cariche e viene misurato in millivolt (mV). L'ampiezza del potenziale di membrana (numero di mV) dipende dal grado di separazione delle cariche: maggiore è la differenza di cariche tra i due lati della membrana e maggiore sarà il potenziale di membrana. Per la maggior parte delle cellule, il potenziale di membrana, che viene in genere identificato col simbolo V_m , è circa 70 mV negativo ($V_m = -70 \text{ mV}$).

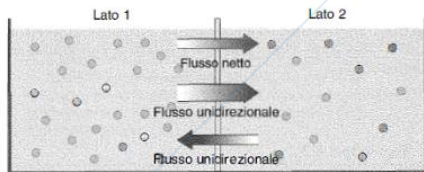


Uno ione può essere esposto simultaneamente a un gradiente elettrico e a un gradiente di concentrazione (gradiente chimico). L'effetto netto è detto **gradiente elettrochimico**.

La *velocità* con la quale una sostanza viene trasportata attraverso una membrana viene definita in base al numero di molecole che attraversano la membrana in un dato periodo di tempo ed è chiamata **flusso**, il flusso



Concentrazione: 1 M 1 M
(a)



Concentrazione: 2 M 1 M
(b)

è il numero di molecole che attraversano una membrana nell'unità di tempo, per unità di superficie della membrana stessa. Quando diciamo che le molecole sono trasportate in una direzione o nell'altra, intendiamo il movimento *netto* di molecole attraverso la membrana. Praticamente, le singole molecole si muovono continuamente attraverso la membrana in *entrambe* le direzioni, ma le molecole che statisticamente si muovono in una direzione possono essere più numerose di quelle che si muovono nell'altra.

In questo esempio, le molecole attraversano la membrana per diffusione semplice in due condizioni: quando la loro concentrazione è la stessa ai due lati della membrana e quando la concentrazione a sinistra è il doppio di quella a destra. Nella prima condizione le molecole passano sia dal compartimento 1 al compartimento 2, che viceversa. Il numero di molecole che attraversa la membrana nell'unità di tempo in una data direzione è definito *flusso unidirezionale*, perché non si verifica trasferimento netto di molecole da un compartimento all'altro, le concentrazioni non cambiano e il sistema è in *equilibrio di diffusione*. Nella seconda condizione, la concentrazione nel compartimento 1 è il doppio di quella nel compartimento 2. In queste condizioni, il flusso unidirezionale dal compartimento 1 al compartimento 2 è raddoppiato (poiché il numero di molecole vicino alla membrana da questa parte è raddoppiato) e quindi il flusso unidirezionale dal compartimento 1 al compartimento 2 è maggiore del flusso unidirezionale in direzione opposta. Il risultato sarà un movimento netto di molecole da 1 a 2. La velocità di questo movimento rappresenta il *flusso netto*, cioè la differenza tra i due flussi unidirezionali.

La **forza elettrochimica determina la direzione con la quale gli ioni si muoverebbero** se venisse loro permesso di attraversare la membrana passivamente. Quando gli ioni vengono **trasportati passivamente** si muovono sempre *secondo il loro gradiente elettrochimico*. Quando gli ioni vengono **trasportati attivamente** si muovono *contro il loro gradiente elettrochimico*.

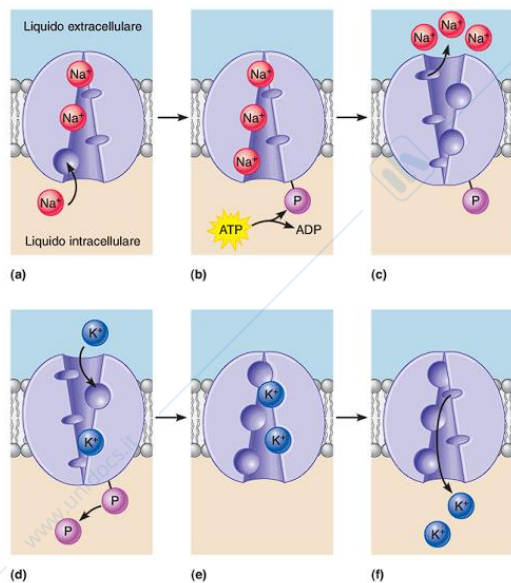
Trasporto passivo Nel trasporto passivo le molecole si muovono attraverso la membrana secondo il gradiente chimico o elettrochimico: non è richiesta energia. I tipi di trasporto passivo includono:

- La **diffusione semplice**, si usa il termine diffusione semplice per descrivere il trasporto passivo di molecole attraverso il doppio strato lipidico di una membrana biologica, ma in realtà il meccanismo della diffusione semplice non è strettamente biologico. Le molecole si allontanano da trappole, perché le molecole, si muovono spontaneamente secondo il loro gradiente di concentrazione a causa della loro continua agitazione termica. Il movimento di molecole da un punto ad un altro, semplicemente come risultato della loro agitazione termica, viene chiamato *diffusione*.
- La **diffusione facilitata**, abbiamo notato precedentemente che alcune sostanze trasportate passivamente non attraversano le membrane per diffusione semplice, ma solo grazie a proteine trasportatrici (*carrier*) di membrana. Questo tipo di trasporto è denominato *trasporto mediato*. Spesso si usa il termine diffusione facilitata per distinguere il trasporto mediato passivo dalla diffusione semplice e dal trasporto attivo (un altro tipo di trasporto mediato).
- La **diffusione attraverso canali**, un *canale* è una proteina transmembrana che trasporta molecole attraverso un passaggio o poro che si estende da un lato all'altro della membrana. Come i carrier, anche i canali sono in genere specifici per alcune sostanze o classi di sostanze. In generale, i canali comprendono canali per l'acqua e canali ionici.

Trasporto attivo Occorre tener presente che le cellule operano anche il trasporto attivo. L'importanza del trasporto attivo per la funzione cellulare è sottolineata dal fatto che alcune cellule spendono grandi quantità di energia per trasportare attivamente alcune molecole attraverso la membrana, contrariamente al trasporto passivo (che non richiedeva l'utilizzo di energia). La ragione di questa differenza è insita nel concetto di gradiente elettrochimico: quando la forza elettrochimica agisce sulle molecole, esercita una "spinta" in una direzione. Il fatto che una sostanza venga trasportata attivamente o passivamente è correlata ai seguenti fattori:

1. se la direzione del flusso netto è secondo il gradiente elettrochimico, il trasporto è passivo
2. se la direzione del flusso netto è contro il gradiente elettrochimico, il trasporto è attivo

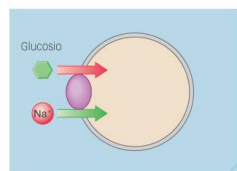
La distinzione tra le due forme fondamentali di trasporto attivo (trasporto attivo primario e attivo secondario) dipende dalla natura della fonte energetica utilizzata. Il **trasporto attivo primario** utilizza direttamente ATP. Il **trasporto attivo secondario** è un trasporto che utilizza l'energia di un gradiente di concentrazione o di un gradiente elettrochimico che è stato precedentemente creato da un trasporto attivo primario. Le **pompe**, proteine trasportatrici che eseguono il trasporto attivo primario, possono utilizzare energia per operare il trasporto di molecole preferenzialmente in una determinata direzione attraverso la membrana. Mentre le proteine trasportatrici hanno la stessa affinità per la molecola su ciascun lato della membrana, l'affinità delle pompe è diversa a seconda del lato in cui è esposto il sito di legame. Le pompe sono specifiche per certe molecole e posseggono un numero fisso di siti di legame, di conseguenza possono essere saturate man mano che la concentrazione delle molecole trasportate aumenta.



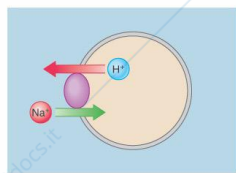
Le proteine di membrana responsabili del **trasporto attivo primario** funzionano sia come proteine trasportatrici che come enzimi, la maggior parte di queste proteine è in grado di utilizzare l'energia rilasciata dall'idrolisi dell'ATP, catalizzandone l'idrolisi. Per questa ragione, queste proteine vengono spesso definite ATPasi. Per capire come funziona il trasporto attivo primario, concentriamoci sulla **pompa sodio-potassio** (Na^+/K^+), che è presente in quasi tutte le cellule dell'organismo per assolvere importanti funzioni fisiologiche, tra cui la genesi dei segnali elettrici nei neuroni e l'assorbimento del glucosio da parte delle cellule epiteliali intestinali. Ad ogni ciclo della pompa, **tre ioni Na^+ vengono trasportati fuori dalla cellula e due ioni K^+ vengono trasportati all'interno**. Il trasporto è attivo in entrambi i casi poiché questi ioni si muovono contro il loro gradiente elettrochimico. Ad ogni ciclo della pompa, viene idrolizzata

una molecola di ATP per fornire l'energia richiesta da questo processo. La pompa Na^+/K^+ si comporta come una proteina trasportatrice per due aspetti: è dotata di specifici siti di legame per il Na^+ e per il K^+ e trasporta questi ioni attraverso la membrana grazie a un cambiamento conformazionale. Il sodio o il potassio si legano preferenzialmente da un lato della membrana e vengono rilasciati dall'altro. In tal modo questi ioni vengono trasportati solo in una direzione, quindi l'azione principale di una pompa è trasportare molecole in una direzione preferenziale. Nella prima fase del ciclo della pompa, i siti di legame sono rivolti all'interno della cellula e sono disponibili per il legame del Na^+ intracellulare. Dopo che tre ioni Na^+ si sono legati, si verifica l'idrolisi dell'ATP con la conseguente fosforilazione della pompa. La fosforilazione provoca un cambiamento conformazionale della proteina che rivolge i siti di legame verso l'esterno della cellula, in modo tale che il Na^+ sia trasportato dall'altro lato verso il liquido extracellulare. Poiché i siti di legame per il Na^+ sono disponibili sul versante interno della membrana (alta affinità) e non su quello esterno (bassa affinità), la direzione preferita per il trasporto del Na^+ sarà verso l'esterno della cellula. Nei successivi passaggi del ciclo della

pompa, un meccanismo simile promuove il trasporto di K^+ preferenzialmente verso l'interno della cellula. Grazie alla continua azione della pompa che trasporta Na^+ fuori dalla cellula e K^+ all'interno, il liquido intracellulare è ricco di K^+ ma povero di Na^+ , rispetto al liquido extracellulare.



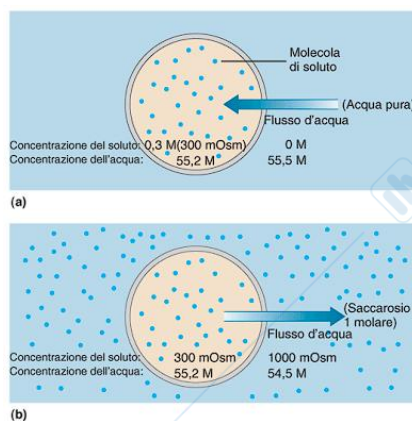
(a) Cotrasporto



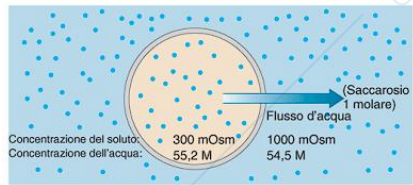
(b) Controtrasporto

Figura 4.15 Trasporto attivo secondario. L'ellissi viola disegnata sulla membrana cellulare rappresenta la proteina trasportatrice. (a) Trasporto di glucosio associato al trasporto di Na^+ , un esempio di cotrasporto. (b) Antiporto Na^+/H^+ , un esempio di controtrasporto.

Nel **trasporto attivo secondario** accade che: una proteina trasportatrice accoppia il flusso di una sostanza a quello di un'altra. In questo meccanismo di trasporto, una sostanza si muove passivamente secondo il proprio gradiente elettrochimico liberando energia che viene utilizzata per far muovere un'altra sostanza contro il proprio gradiente elettrochimico.



(a)



(b)

FIGURA 4.17 Osmosi. (a) Flusso d'acqua all'interno di un globulo rosso posto in acqua distillata. Le molecole d'acqua fluiscono passivamente nella cellula (elevata concentrazione di soluti) secondo il loro gradiente di concentrazione. (b) Flusso d'acqua verso l'esterno di un globulo rosso posto in una soluzione 1 M di saccarosio. Notate che l'acqua si muove ancora dalla regione in cui è più concentrata verso quella in cui è meno concentrata, cioè dalla regione a minore concentrazione di soluti verso quella a maggiore concentrazione.

In genere, la quantità di acqua contenuta nelle cellule non cambia significativamente, ma può cambiare in condizioni estreme o patologiche. In condizioni normali, la maggior parte delle cellule dell'organismo non si gonfia e non raggrinzisce. In alcune regioni del corpo, il movimento di acqua attraverso la membrana plasmatica è un evento normale. Ad esempio, il fatto che alcune ghiandole possano secernere liquidi come sudore, lacrime o saliva, si basa sulla capacità di cellule epiteliali specializzate di trasportare acqua attraverso la loro membrana. Questi movimenti di acqua sono fondamentali perché, in ultima analisi, influenzano il volume e la composizione di tutti i liquidi corporei. Il trasporto dell'acqua non differisce dagli altri tipi di trasporto che abbiamo appena esaminato; anzi, in certi casi è addirittura più semplice. Il *trasporto dell'acqua è semplice poiché le molecole d'acqua possono passare attraverso le membrane solo passivamente*, non sono influenzate dal potenziale di membrana e si muovono sempre secondo il proprio gradiente di concentrazione. Il flusso di acqua attraverso una membrana, secondo il proprio gradiente di concentrazione, viene chiamato **osmosi**.

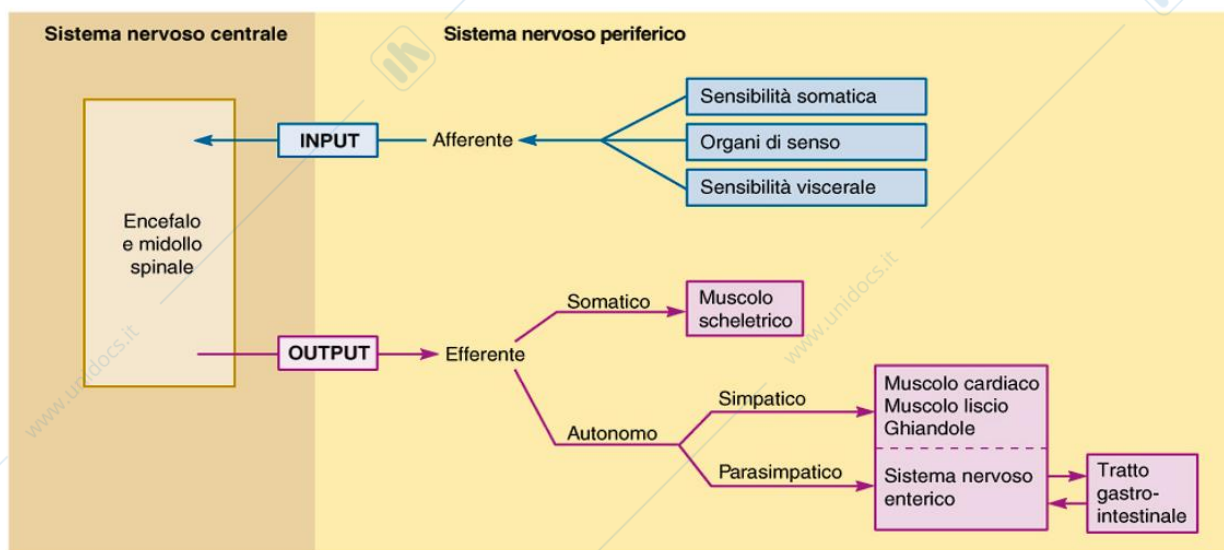
I fisiologi utilizzano il termine di *pressione osmotica*, si riferiscono alla stessa cosa: la concentrazione totale dei soluti di una soluzione. La **pressione osmotica** di una soluzione è una misura indiretta della concentrazione dei suoi soluti. All'aumentare della concentrazione totale di soluti, la pressione osmotica aumenta.

Quando qualcuno presenta una forte emorragia, è comune somministrargli via endovena della soluzione fisiologica, per ricostituire il volume perduto in attesa di una trasfusione di sangue. Questa soluzione viene definita *soluzione salina isotonica* poiché la sua concentrazione totale di soluti è stata formulata con cura in modo da farla coincidere con quella del liquido extracellulare. La concentrazione della soluzione è importante poiché non deve alterare il volume cellulare quando viene iniettata in circolo. Una soluzione salina più concentrata provocherebbe l'uscita dell'acqua dalle cellule, con conseguente raggrinzimento; una soluzione meno concentrata provocherebbe un ingresso di acqua nelle cellule, che si rigonfierebbero. La **tonicità** di una soluzione è determinata dalla maniera in cui essa influisce sul volume cellulare e ciò non dipende solo dalla

concentrazione dei soluti, ma anche dalla capacità dei soluti di permeare le membrane cellulari. Una soluzione viene detta **isotonica** quando non altera il volume cellulare. Al contrario, una soluzione che provoca il raggrinzimento delle cellule è **ipertonica**, mentre una soluzione che provoca il rigonfiamento cellulare è **ipotonica**.

Il sistema nervoso può essere diviso in due grandi parti anatomiche: il sistema nervoso centrale e quello periferico. Il **sistema nervoso centrale (SNC)** consta dell'encefalo e del midollo spinale. Il SNC riceve ed elabora informazioni dagli organi sensoriali e dai visceri per determinare lo stato dell'ambiente esterno (**informazioni sensoriali**) e dell'ambiente interno (**informazioni viscerali**). Il SNC è anche la sede dell'apprendimento, della memoria, delle emozioni, dei pensieri, del linguaggio e di altre funzioni complesse.

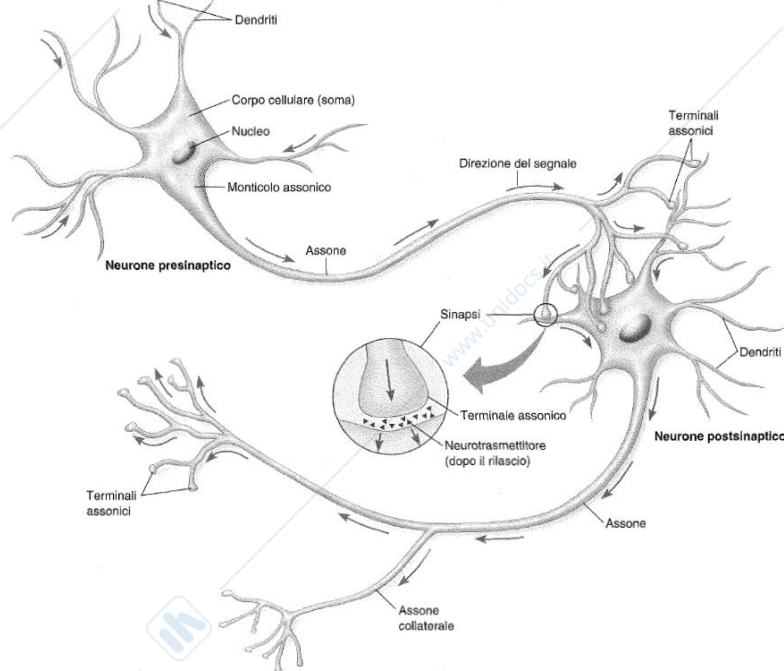
Il **sistema nervoso periferico** è formato da cellule nervose che garantiscono la comunicazione tra il sistema nervoso centrale e gli organi. Il sistema nervoso periferico può essere suddiviso in due componenti: *afferente* ed *efferente*. Le cellule nervose della divisione *afferente* trasmettono informazioni provenienti dagli organi al sistema nervoso centrale. Tali informazioni comprendono afferenze sensoriali somatiche (provenienti da pelle, muscoli ed articolazioni), afferenze provenienti dagli organi di senso (visione, udito, equilibrio, olfatto e gusto) ed informazioni viscerali provenienti dall'ambiente interno. Le cellule nervose della divisione *efferente* trasmettono informazioni dal sistema nervoso centrale ad organi periferici, definiti **organi effettori** (muscoli e ghiandole). La divisione efferente può essere ulteriormente suddivisa in due grandi branche: il *sistema nervoso somatico* e quello *autonomo*. Il **sistema nervoso somatico** è formato da cellule nervose, i **motoneuroni**, che regolano la contrazione dei muscoli scheletrici. Il **sistema nervoso autonomo** consta di cellule che regolano la funzione di organi interni e di altre strutture (ghiandole sudoripare e vasi sanguigni) che non sono sotto il controllo volontario. Il sistema nervoso autonomo può essere suddiviso in sistema nervoso *parasimpatico* e *simpatico*; i due tendono ad avere effetti opposti sugli organi.



Il sistema nervoso è composto da due principali classi di cellule: i *neuroni* e le *cellule gliali*. I **neuroni**, o cellule nervose, sono "**cellule eccitabili**" che comunicano trasmettendo impulsi elettrici. Le cellule eccitabili sono capaci di produrre ampi e rapidi segnali elettrici definiti potenziali d'azione. Le **cellule gliali**, svolgono funzioni di supporto strutturale e metabolico per i neuroni.

La maggior parte dei neuroni contiene tre principali componenti: corpo cellulare e due tipi di *processi neuronal* che partono dal corpo cellulare, il(i) dendrite(i) ed un assone. Il **corpo cellulare**, o *soma*, assolve la maggior parte delle funzioni svolte dalle altre cellule, come la sintesi proteica ed il metabolismo cellulare. I **dendriti** si diramano dal corpo cellulare ricevendo afferenze da altri neuroni a livello di giunzioni specializzate chiamate **sinapsi**. A livello sinaptico il neurone presinaptico rilascia un mediatore, il neurotrasmettitore, che

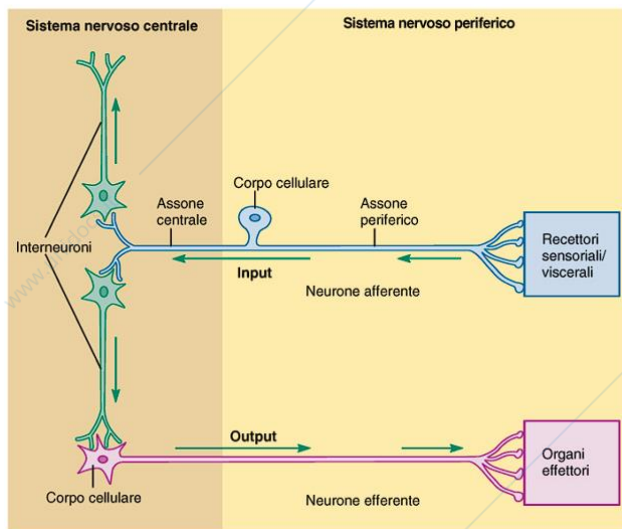
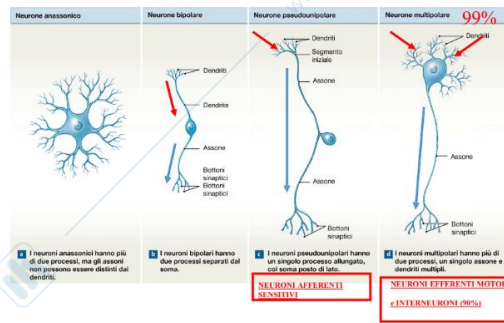
normalmente comunica con un dendrite o un'altra cellula o con il corpo cellulare di un neurone postsinaptico. L'**assone**, serve per la *trasmissione di informazioni*, che si propagano per lunghe distanze sotto forma di segnali elettrici definiti **potenziali d'azione**, rapide ed ampie modificazioni del potenziale di membrana durante le quali l'interno della cellula diviene positivo rispetto all'esterno. Una volta scatenati, i potenziali d'azione sono trasportati verso il terminale assonico. Il **terminale assonico** è specializzato nel rilascio del neurotrasmettitore all'arrivo del potenziale d'azione; il rilascio del neurotrasmettitore trasmette un segnale ad una *cellula postsinaptica*. Il neurone il cui terminale assonico rilascia il neurotrasmettitore è detto *cellula presinaptica*.



Differenti regioni del neurone presentano delle regioni con canali ionici specifici, molti dei quali possono aprirsi o chiudersi. L'apertura o la chiusura dei canali ionici cambia la permeabilità della membrana cellulare per specifici ioni, generando movimenti ionici attraverso la membrana che risultano in una variazione delle proprietà elettriche della cellula o nel rilascio del neurotrasmettitore. Nella membrana cellulare dei neuroni vi sono **canali ionici passivi**, che sono sempre aperti e sono alla base del mantenimento del potenziale di riposo. I **canali ligando-dipendenti** si aprono o si chiudono in risposta al legame di un messaggero chimico ad uno specifico recettore presente sulla membrana plasmatica. I **canali voltaggio-dipendenti** si aprono o si chiudono in risposta a modificazioni del potenziale di membrana. I canali voltaggio-dipendenti per il sodio e per il potassio sono localizzati un po' in tutto il neurone, essi sono necessari per la genesi e la propagazione del potenziale d'azione. I canali voltaggio-dipendenti per il calcio si aprono in risposta all'arrivo del potenziale d'azione. Quando questi canali si aprono, il calcio entra nel citoplasma del terminale assonico, attivando il rilascio del neurotrasmettitore.

I neuroni *possono essere classificati strutturalmente* in base al numero di assoni e dendriti che si propagano dal corpo cellulare:

- **Unipolare**
- **Neuroni bipolari**, che poi diventano **pseudounipolari**
- **Neuroni multipolari**



Esistono tre categorie funzionali di neuroni: *neuroni efferenti*, *neuroni afferenti* e *interneuroni*. I **neuroni efferenti** trasmettono informazioni dal sistema nervoso centrale agli organi effettori, gli assoni che abbandonano il sistema nervoso centrale divengono parte del sistema nervoso periferico quando si dirigono verso gli organi effettori che innervano. La funzione dei **neuroni afferenti** è quella di trasmettere sia informazioni dai recettori sensoriali (che rilevano le informazioni provenienti dall'ambiente esterno) sia informazioni dai recettori viscerali (che rilevano informazioni provenienti dagli organi interni) al sistema nervoso centrale per ulteriori elaborazioni. Le terminazioni dell'assone periferico sono localizzate negli organi periferici

(organi sensoriali o viscerali), dove costituiscono direttamente alcuni recettori sensoriali oppure ricevono informazioni da cellule recettoriali con cui stabiliscono sinapsi. L'assone centrale termina nel sistema nervoso centrale, dove rilascia un neurotrasmettitore per comunicare con altri neuroni. La terza classe funzionale di neuroni è rappresentata dagli **interneuroni**. Essi sono localizzati nel sistema nervoso centrale, dove svolgono: elaborazione delle informazioni provenienti dai neuroni afferenti, invio di comandi agli organi effettori attraverso i neuroni efferenti e partecipazione all'esecuzione di funzioni cerebrali complesse, quali il pensiero, la memoria e l'emotività.

Nel sistema nervoso centrale, i corpi cellulari dei neuroni sono spesso raggruppati in **nuclei**, e gli assoni viaggiano insieme in fasci chiamati **vie**, **tratti** o **commessure**. Nel sistema nervoso periferico, i corpi cellulari dei neuroni sono raggruppati insieme in **gangli** e gli assoni viaggiano insieme in fasci detti **nervi**.

Le **cellule gliali**, la seconda classe di cellule presenti nel sistema nervoso. Esse forniscono integrità strutturale al sistema nervoso, permettendo ai neuroni di svolgere le loro funzioni. Vi sono cinque tipi di cellule gliali: gli *astrociti*, le *cellule di epidemiali*, la *microglia*, gli *oligodendrociti* e le *cellule di Schwann*. Tra queste solo quelle di Schwann sono localizzate nel sistema nervoso periferico, mentre le restanti sono presenti nel sistema nervoso centrale.

La principale funzione degli oligodendrociti e delle cellule di Schwann è quella di formare un avvolgimento di **mielina** attorno agli assoni dei neuroni, in modo da isolarli. Tale isolamento fa sì che i neuroni possano trasmettere i potenziali d'azione in modo più efficace e rapido.

Gli oligodendrociti formano la guaina mielinica attorno agli assoni nel sistema nervoso centrale. Le cellule di Schwann, invece, formano la guaina mielinica attorno agli assoni nel sistema nervoso periferico. Esistono interruzioni della guaina mielinica, chiamate **nodi di Ranvier**, in cui la membrana dell'assone contiene canali voltaggio-dipendenti per il sodio e per il potassio che funzionano nella trasmissione dei potenziali d'azione permettendo i movimenti ionici attraverso la membrana.

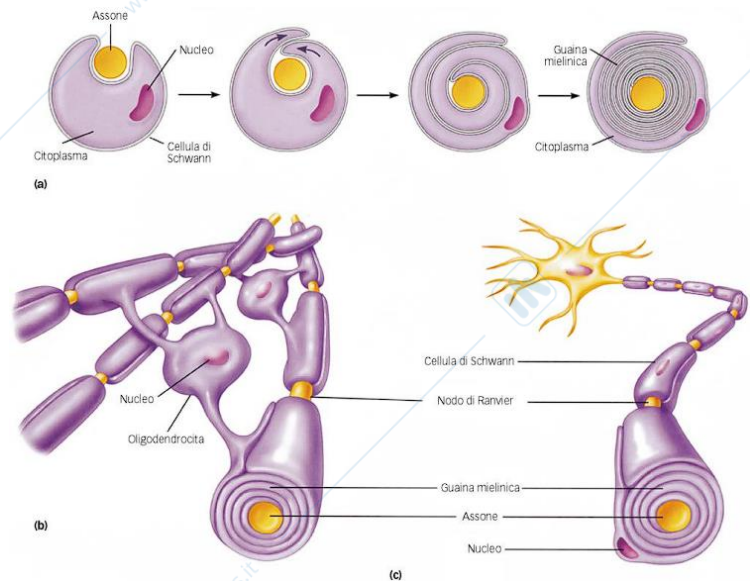
Ricordiamo ([da questa figura](#)) che una cellula a riposo presenta una differenza di potenziale a cavallo della membrana che fa sì che l'interno della cellula sia carico negativamente rispetto all'esterno. Tale differenza di potenziale è **definita potenziale di membrana a riposo** (V_m a riposo), perché in tali condizioni la cellula è a riposo, cioè non riceve né trasmette alcun segnale elettrico. Il potenziale di membrana di un neurone a riposo è circa -70 mV. Pertanto, l'interno di un tipico neurone a riposo ha un potenziale 70 mV più negativo rispetto all'esterno. I neuroni comunicano tra loro generando segnali elettrici costituiti da variazioni del potenziale di membrana. Alcune variazioni di tali potenziali elettrici innescano il rilascio di un neurotrasmettitore, che trasmette il segnale ad un'altra cellula.

Il potenziale di membrana a riposo dipende da due fattori:

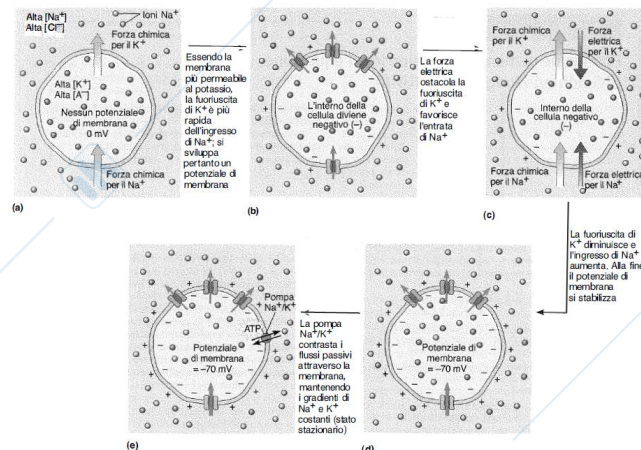
1. il gradiente di concentrazione degli ioni (sodio e potassio) attraverso la membrana cellulare
2. la presenza di canali ionici di membrana, la pompa Na^+/K^+ crea dei gradienti di concentrazione per gli ioni sodio e potassio trasportando tre ioni sodio fuori dalla cellula e due ioni potassio nella cellula per ogni ATP idrolizzato

Le forze chimiche che muovono gli ioni sodio e potassio attraverso la cellula e le differenze di permeabilità della membrana nei loro confronti generano il potenziale di membrana.

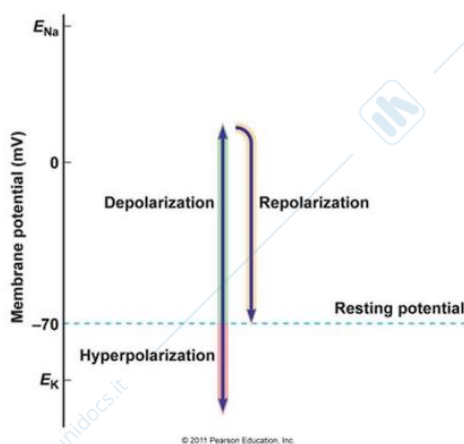
Consideriamo adesso il potenziale di riposo dei neuroni. Essi possedendo canali sia per il potassio che per il sodio, sono permeabili ad entrambi gli ioni. Tuttavia, a riposo, il numero dei canali per il potassio aperti è superiore a quello dei canali per il sodio aperti, pertanto la membrana risulta circa 25 volte più permeabile all'ione potassio che all'ione sodio. Poniamo il caso che all'inizio non vi sia alcuna differenza di potenziale tra i due lati della membrana cellulare, osserviamo che il potassio ed il sodio iniziano a muoversi secondo i propri gradienti di concentrazione attraverso la membrana cellulare. Poiché sia il sodio che il potassio si muovono secondo i loro gradienti di concentrazione, gli ioni potassio si sposteranno verso l'esterno della cellula secondo il proprio gradiente di concentrazione, mentre il sodio entrerà nella cellula. Il movimento del potassio verso l'esterno sarà però di entità maggiore di quello del sodio verso l'interno della cellula, perché la membrana è più permeabile all'ione potassio. In queste condizioni si genera, pertanto, un movimento netto di cariche positive verso l'esterno della cellula, che crea un potenziale endocellulare negativo. Con il tempo, il potenziale di membrana diviene sempre più negativo, fino a che si giunge alla situazione in cui la forza elettrica rallenterà il passaggio del potassio all'esterno della cellula e favorirà l'ingresso del sodio. Quindi, divenendo il potenziale di membrana più negativo, il flusso di potassio verso l'esterno diminuisce, mentre aumenta quello di sodio verso l'interno. Alla fine del processo, i flussi dei due ioni divengono uguali ma con direzione opposta e il flusso netto di cariche elettriche sarà uguale a zero. A tal punto, il potenziale di membrana si stabilizzerà intorno ad un valore di circa -70 mV; che è il tipico potenziale di riposo di un neurone.



Nei neuroni, quindi, sia il sodio che il potassio si muovono attraverso la membrana tendendo a raggiungere il proprio potenziale di equilibrio elettrochimico.



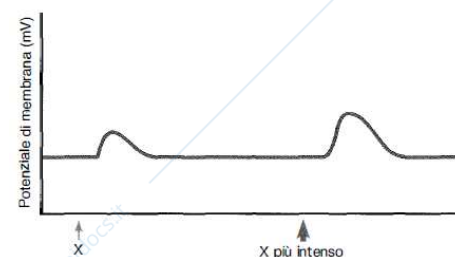
I segnali elettrici nei neuroni si generano quando, in risposta a stimoli particolari, si aprono o si chiudono alcuni canali ionici, detti *canali con gate*. Quando i canali con gate si aprono o si chiudono, cambia la permeabilità ad alcuni ioni, modificandone il movimento attraverso la membrana. Per esempio, se si aprono i canali per il sodio, aumenta l'ingresso di tale ione nella cellula ed il potenziale di membrana si sposta verso il potenziale di equilibrio del sodio. Vi sono tre tipi di canali con gate: elettrici (voltage-dipendenti), chimici (ligando-dipendenti) e meccanici (meccano-dipendenti).



Le variazioni del potenziale di membrana si descrivono in base alla direzione della variazione rispetto al potenziale di membrana a riposo. Poiché il potenziale di membrana rappresenta la *differenza di potenziale* tra i due lati della membrana, si dice che la membrana è *polarizzata*; il segno (positivo o negativo) si riferisce sempre al potenziale registrato all'interno della cellula rispetto all'esterno. Poiché il potenziale ha un valore negativo (circa -70 mV nei neuroni), un cambiamento verso valori più negativi è detto **iperpolarizzazione**, in quanto la membrana diventa più polarizzata. D'altro canto, un cambiamento verso valori meno negativi (potenziali positivi) determina una **depolarizzazione** della membrana, in quanto la membrana diviene meno polarizzata. La **ripolarizzazione** si verifica quando il potenziale di membrana ritorna al valore di riposo dopo una depolarizzazione. I neuroni comunicano attraverso due tipi di segnali elettrici risultanti dall'apertura o dalla chiusura dei canali ionici con gate:

- *Potenziali graduati*, che rappresentano piccoli segnali elettrici che agiscono a breve distanza, poiché diminuiscono di ampiezza man mano che ci si allontana dal sito della loro genesi.
- *Potenziali d'azione*, che rappresentano ampi segnali elettrici che si propagano per lunghe distanze senza diminuire in ampiezza

I **potenziali graduati** rappresentano piccole modificazioni del potenziale di membrana che si verificano quando i canali ionici si aprono o si chiudono in risposta ad uno stimolo che agisce sulla cellula. I potenziali graduati possono essere prodotti da neurotrasmettitori che si legano a recettori localizzati sulla membrana del neurone a livello del corpo cellulare o dei dendriti oppure possono generarsi in seguito ad uno stimolo sensoriale. Il significato principale

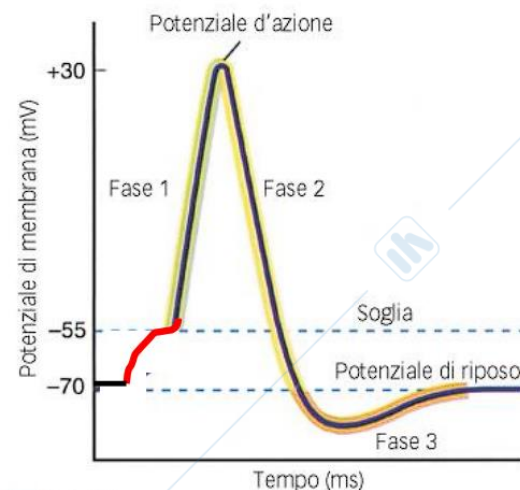


del potenziale graduato è quello di determinare se un neurone genererà o meno un potenziale d'azione. I potenziali graduati generano un potenziale d'azione se depolarizzano la membrana fino ad un valore di potenziale di membrana critico (definito **valore soglia**), che deve essere raggiunto o superato per generare il potenziale d'azione. Pertanto, potenziali graduati che generano depolarizzazioni vengono considerati eccitatori, perché avvicinano il potenziale di membrana al valore soglia.

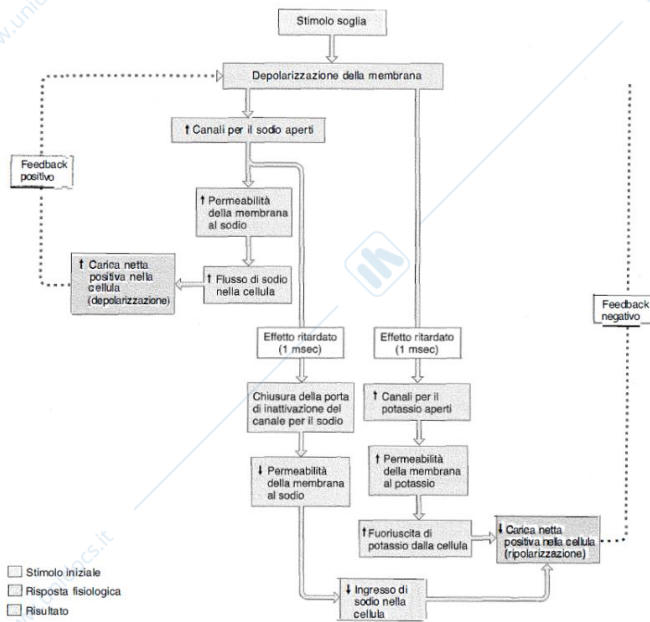
I **potenziali d'azione** si generano nelle membrane delle cellule eccitabili (nervose e muscolari) in risposta a potenziali graduati che raggiungono il valore soglia. Durante un potenziale d'azione si verifica un'ampia e rapida depolarizzazione, durante la quale la polarità del potenziale di membrana si inverte e, per un breve periodo di tempo, il potenziale di membrana diventa positivo. Infatti, il potenziale di membrana passa rapidamente dal livello di riposo di circa -70 mV a $+30$ mV. Una volta iniziato, il potenziale d'azione, a differenza del potenziale graduato, si propaga per tutta la lunghezza dell'assone. La genesi del potenziale d'azione si basa essenzialmente sulla permeabilità selettiva della membrana al Na^+ ed al K^+ e sui gradienti elettrochimici di questi due ioni a cavallo della membrana.

Un potenziale d'azione in un neurone consta di **tre fasi distinte**:

1. **Depolarizzazione.** La prima fase del potenziale d'azione consiste in una *rapida depolarizzazione*, durante la quale il potenziale di membrana passa dal valore di riposo di -70 mV a $+30$ mV. Questa depolarizzazione è determinata da un rapido e brusco aumento della permeabilità al Na^+ .
2. **Ripolarizzazione.** La seconda fase del potenziale d'azione è la *ripolarizzazione della membrana*, durante la quale il potenziale di membrana, dal valore di $+30$ mV, ritorna al valore di riposo di -70 mV. Dopo l'iniziale incremento della permeabilità al sodio, questa diminuisce rapidamente ed aumenta la permeabilità al potassio.
3. **Iperpolarizzazione postuma.** La terza fase di un potenziale d'azione è definita fase di **iperpolarizzazione postuma** caratterizzata dal fatto che la permeabilità al potassio rimane elevata per un breve periodo.



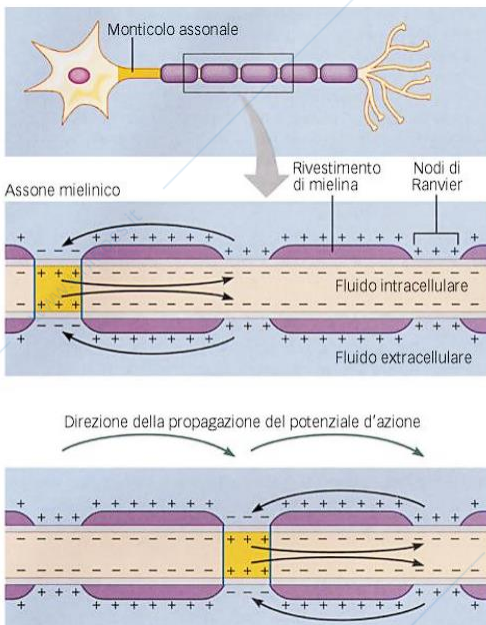
Il modello per spiegare le azioni dei canali voltaggio-dipendenti per il sodio implica l'esistenza nel canale di due tipi di porte: porte di attivazione e porte di inattivazione. Le **porte di attivazione** sono responsabili dell'apertura dei canali per il sodio durante la fase di depolarizzazione di un potenziale d'azione, mentre le **porte di inattivazione** sono responsabili della chiusura dei canali per il sodio durante la fase di ripolarizzazione.



depolarizzante che aveva causato l'apertura dei canali per il potassio, questi si chiudono.

La generazione del potenziale d'azione segue il **principio del tutto o nulla**. Se una membrana è depolarizzata fino al valore soglia o oltre, si genera un potenziale d'azione che ha sempre la stessa ampiezza; se la membrana non è depolarizzata fino al valore soglia, non si genera alcun potenziale d'azione.

Una volta generato, un potenziale d'azione si propaga senza decremento lungo l'assone. In realtà, un singolo potenziale d'azione non "viaggia" lungo l'assone, ma genera gradienti elettrochimici nei liquidi intracellulare ed extracellulare. Il primo potenziale d'azione prodotto nel monticolo assonico genera una corrente che causa l'insorgenza di un secondo potenziale d'azione nella zona adiacente della membrana; ciò produce nuovamente un flusso di corrente che causa l'insorgenza di un terzo potenziale d'azione, e così via, fino a giungere al terminale assonico.

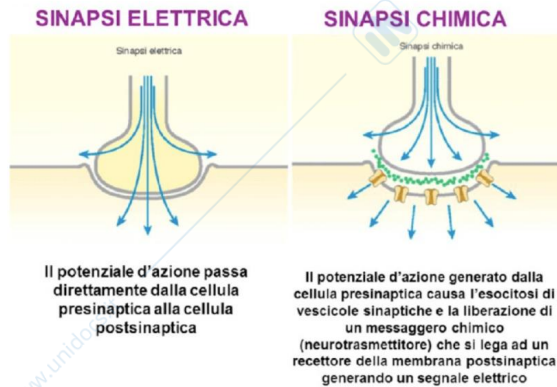


potenziali d'azione vengono generati in successione ad ogni nodo di Ranvier, propagandosi fino a giungere al terminale assonico. Il salto del potenziale d'azione da un nodo all'altro è il motivo per cui la conduzione negli assoni mielinici viene chiamata **conduzione saltatoria**.

L'apertura del canale per il sodio è parte di un meccanismo a feedback positivo che permette la rapida depolarizzazione della cellula. Quando la cellula è depolarizzata fino al valore soglia, i canali per il sodio si aprono, provocando l'ingresso di sodio nella cellula, e quindi una depolarizzazione che aumenta ulteriormente l'ingresso del sodio. Questo meccanismo a feedback continua fino a che la porta di inattivazione del canale per il sodio si chiude, circa 1 msec dopo il raggiungimento del valore soglia. L'apertura e la chiusura del canale per il potassio sono parte di un meccanismo a feedback negativo. La depolarizzazione stimola la lenta apertura dei canali per il potassio, ione che, fuoriuscendo dalla cellula, la ripolarizza. Poiché la ripolarizzazione si oppone allo stimolo

I **neuroni generano segnali elettrici**, sotto forma di potenziali graduati e potenziali d'azione, che trasmettono messaggi da un'area della cellula ad un'altra. I segnali elettrici ci permettono la comunicazione tra i neuroni a livello sinaptico. Nel sistema nervoso *vi sono due tipi di sinapsi*:

1. *Sinapsi elettriche*
2. *Sinapsi chimiche*



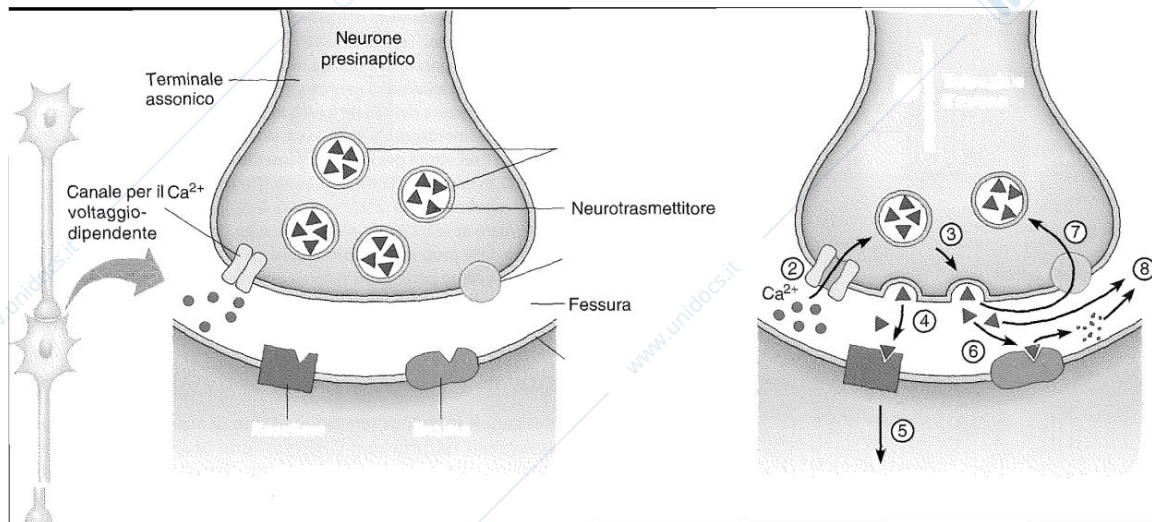
Sinapsi elettriche Le sinapsi elettriche sono presenti tra neuroni e tra neuroni e cellule gliali. A livello di queste sinapsi le membrane cellulari di cellule adiacenti sono collegate mediante giunzioni comunicanti (gap junction), in modo tale che un segnale elettrico, come un potenziale d'azione generato in una cellula, si possa propagare direttamente ad una cellula adiacente grazie al flusso di ioni attraverso tali giunzioni. Le sinapsi elettriche permettono una *rapida comunicazione* tra neuroni adiacenti, sincronizzandone l'attività elettrica. La **comunicazione** è spesso **bidirezionale**, sebbene alcune giunzioni comunicanti conducano il segnale elettrico in modo unidirezionale.

Sinapsi chimiche Quasi tutti i neuroni comunicano tra loro attraverso sinapsi chimiche. Nella sinapsi chimica, un neurone secerne un neurotrasmettitore nello spazio extracellulare in risposta ad un potenziale d'azione che arriva alla sua terminazione sinaptica. Il neurotrasmettitore si lega successivamente ad un recettore presente sulla membrana cellulare di una seconda cellula, in modo tale da dar luogo a un segnale elettrico che potrà o meno portare alla generazione di un potenziale d'azione, a seconda delle varie circostanze che si possono presentare. Un **neurone può formare sinapsi con altri neuroni** o con cellule effettrici, come quelle muscolari o ghiandolari. L'organizzazione di una tipica sinapsi neurone-neurone, una stretta connessione tra il terminale assonico di un neurone e la membrana cellulare di un altro neurone. Il primo neurone, che trasmette segnali al secondo, è definito **neurone presinaptico**; il secondo neurone, che riceve segnali dal primo, è detto **neurone postsinaptico**. Il piccolo spazio interposto tra i neuroni presinaptico e postsinaptico è detto **fessura sinaptica**. La **trasmissione** del segnale attraverso una sinapsi è **unidirezionale**, nel senso che il neurone presinaptico invia segnali a quello postsinaptico. Il terminale assonico del neurone presinaptico rilascia un neurotrasmettitore in uno spazio estremamente ridotto tra le due cellule, che prende il nome di fessura sinaptica. Una volta rilasciato nella fessura sinaptica, il neurotrasmettitore diffonde rapidamente attraverso lo spazio sinaptico per legarsi ai recettori posizionati sulla membrana postsinaptica. L'interazione recettore-neurotrasmettitore produce una risposta a livello postsinaptico. Il terminale assonico del neurone presinaptico contiene numerose **vescicole** legate alla membrana presinaptica, le vescicole sinaptiche, che contengono le molecole di neurotrasmettitore

La comunicazione neuronale si verifica come segue:

1. la membrana presinaptica si depolarizza in seguito all'arrivo di un potenziale d'azione;
2. si aprono i canali per il calcio;
3. gli ioni calcio entrano nella cellula ed attivano il rilascio del neurotrasmettitore mediante esocitosi;

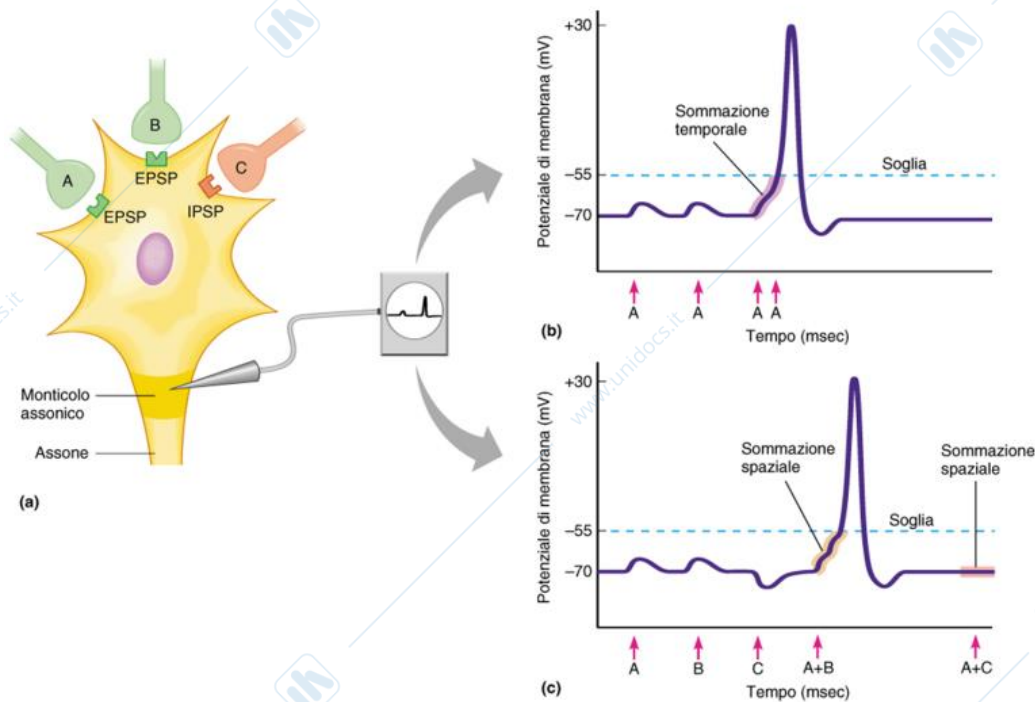
4. il neurotrasmettitore diffonde attraverso la fessura sinaptica; alcune molecole di neurotrasmettitore si legano ai recettori sulla membrana postsinaptica;
5. si produce una risposta nella cellula postsinaptica;
6. alcune molecole di neurotrasmettitore sono degradate da enzimi;
7. alcune molecole di neurotrasmettitore sono ricaptate dalla membrana presinaptica;
8. alcune molecole di neurotrasmettitore diffondono lontano dalla fessura sinaptica



Il neurotrasmettitore rilasciato dal neurone presinaptico induce una risposta nella cellula postsinaptica. I neurotrasmettitori possono indurre nel neurone postsinaptico una risposta veloce o lenta. La risposta veloce si verifica quando un neurotrasmettitore si lega ad un **recettore-canale** detto anche **recettore ionotropo**. Il legame del neurotrasmettitore apre il canale ionico, permettendo ad un singolo tipo di ione o a differenti ioni di attraversare la membrana cellulare del neurone postsinaptico, modificandone il potenziale. Tale variazione del potenziale di membrana, che prende il nome di **potenziale postsinaptico**. Le risposte lente sono dovute al legame del neurotrasmettitore a recettori accoppiati a proteine G; tali recettori sono noti come **recettori metabotropi**. Nel sistema nervoso, le proteine G possono innescare l'apertura o la chiusura dei canali ionici. I canali ionici regolati da proteine G rispondono al legame con il neurotrasmettitore in modo più lento rispetto ai canali ionici che mediano le risposte veloci: l'apertura o la chiusura dei canali altera la permeabilità della membrana postsinaptica, con conseguenti modificazioni delle proprietà elettriche della cellula. La proteina G può fungere da connessione tra il recettore che interagisce con il neurotrasmettitore ed il canale ionico o può innescare l'attivazione o l'inibizione di un sistema di secondi messaggeri che attiva o inibisce l'apertura del canale. In generale, un neurotrasmettitore esercita la sua azione su un neurone postsinaptico inducendo l'apertura o la chiusura di canali ionici, a cui tipicamente si associa una variazione del potenziale di membrana. A seconda del tipo di canale aperto o chiuso, si potrà avere depolarizzazione o iperpolarizzazione della membrana. Ricordate che **una depolarizzazione è considerata un evento eccitatorio**, perché porta il potenziale di membrana più vicino al valore soglia per la generazione di un potenziale d'azione. Allo stesso modo, **una iperpolarizzazione è considerata un evento inibitorio**, in quanto allontana il potenziale di membrana da tale soglia.

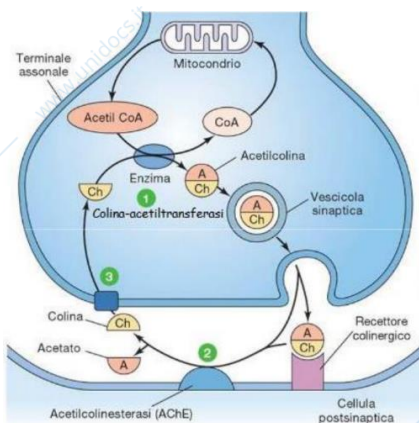
Poiché i PPSE (potenziali postsinaptici eccitatori) ed i PPSI (potenziali postsinaptici inibitori) sono potenziali graduati, essi **sono capaci di sommarsi tra loro**. Tale sommazione può essere *spaziale* o *temporale*, a seconda che i potenziali postsinaptici da sommare abbiano origine dalla stessa sinapsi o da sinapsi diverse.

- (A) Nella **sommazione temporale**, due o più potenziali sono generati in rapida successione a livello della stessa sinapsi. In questo modo, un potenziale postsinaptico non ha il tempo di dissiparsi prima dell'arrivo del successivo.
- (B) Nella **sommazione spaziale**, due o più potenziali postsinaptici, *originati da differenti sinapsi*, sono generati quasi contemporaneamente, in modo tale da potersi sommare tra loro.



I **neurotrasmettitori** si dividono in varie classi in base alla loro struttura chimica; essi comprendono i **derivati della colina** (l'**acetilcolina**), **monoammine**, **gli aminoacidi** e i **peptidi neuroattivi** (**neuropeptidi**).

L'**acetilcolina (ACh)** è rilasciata da neuroni del sistema nervoso centrale e periferico. Rappresenta il neurotrasmettitore più abbondante nel sistema nervoso periferico e va ad eccitare il muscolo scheletrico ed inibisce quello cardiaco. Ma come avviene *la sintesi ed il riciclaggio di ACh*?



1. L'acetilcolina è sintetizzata a partire da colina e acetil-CoA;
2. Nella fessura sinaptica l'ACh viene rapidamente degradata dall'enzima **acetilcolinesterasi**;
3. La colina viene trasportata di nuovo nel terminale assonico da un cotrasportatore Na^+ ;
4. La colina riciclata è utilizzata per produrre più ACh.

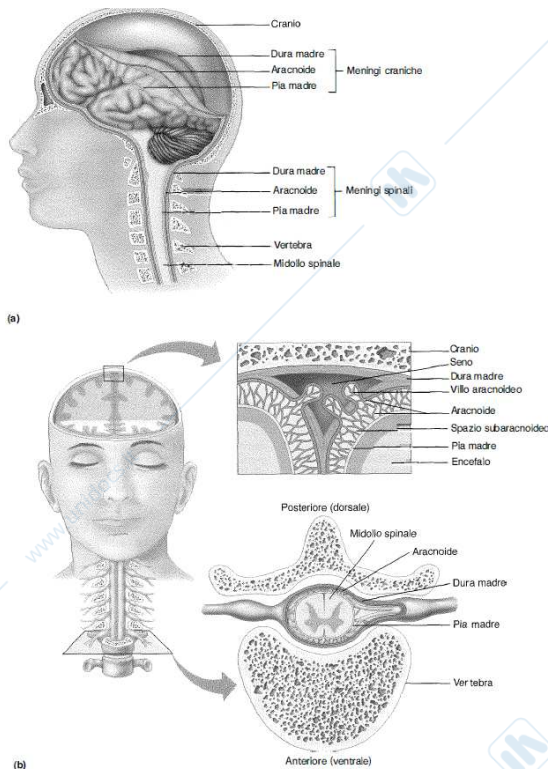
Gli **amminoacidi** più presenti come neurotrasmettitori sono il glutammato, l'aspartato, la glicina e il GABA. Il glutammato rappresenta il neurotrasmettitore eccitatorio più diffuso nel sistema nervoso. Il GABA è il più comune neurotrasmettitore inibitorio nell'encefalo.

Tra le **monoammine** ricordiamo: la noradrenalina, l'adrenalina, la dopamina, la serotonina, l'istamina. Esse sono sintetizzate dagli aminoacidi attraverso la rimozione del gruppo COOH.

Ora passiamo alla **descrizione sistema nervoso centrale vero e proprio**.

Il **sistema nervoso centrale (SNC)** consta dell'encefalo e del midollo spinale. Esso è protetto da cellule gliali, ossa, tessuto connettivo e liquido cerebrospinale. Il 75-90% del sistema nervoso centrale è costituito **cellule gliali (neuroglia)** che non svolgono soltanto una semplice funzione di supporto ai neuroni. Vi sono 5 tipi di cellule gliali:

3. Le **cellule di Schwann**.
4. Gli **oligodendrociti**.
5. La **microglia**, proteggono il sistema nervoso centrale dalle sostanze estranee, come i batteri.
6. Le **cellule ependimali**.
7. Gli **astrociti**, sono le cellule gliali più differenziate e svolgono molte funzioni nel sistema nervoso centrale, la più importante è quella di formare la **barriera ematoencefalica**. Gli astrociti guidano i neuroni in via di sviluppo verso la loro corretta destinazione e regolano lo sviluppo e il mantenimento delle sinapsi. Possono anche supportare la rigenerazione di assoni danneggiati.



Le strutture più esterne che proteggono il delicato tessuto nervoso sono la **scatola cranica** (o cranio), che circonda l'encefalo, e la **colonna vertebrale**, che circonda il midollo spinale. A proteggere il SNC, tra il tessuto osseo e quello nervoso, vi sono tre membrane, le meningi, ed il liquido cerebrospinale. **Le meningi** sono tre membrane di tessuto connettivo che separano il tessuto molle del SNC dalla struttura ossea che lo circonda e sono la **dura madre**, più all'esterno, l'**aracnoide**, membrana intermedia a forma di rete, e la **pia madre**, più interna. Tra l'aracnoide e la pia madre vi è uno spazio, lo **spazio subaracnoideo**, pieno di **liquido cerebrospinale**.

L'encefalo contiene quattro di tali cavità, chiamate **ventricoli**, che comunicano tra loro. Il rivestimento dei ventricoli è vascolarizzato e forma un tessuto chiamato **plesso coroideo**, che consta di pia madre, capillari e cellule ependimali.

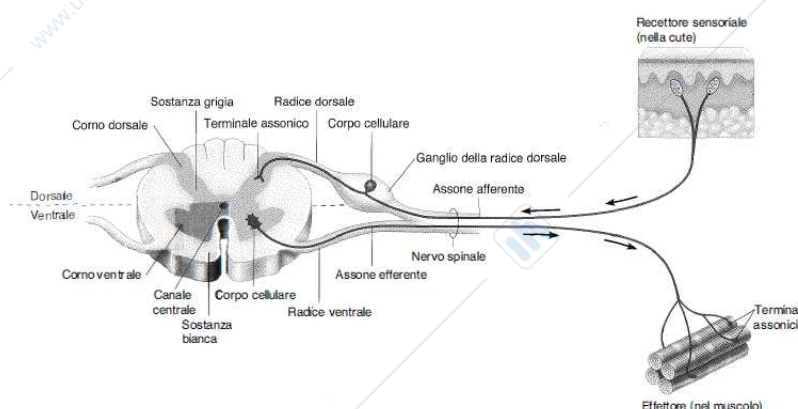
Il SNC riceve, in condizioni di riposo, circa il **15% del sangue pompato dal cuore**. Questo grande apporto di sangue è necessario, se si considera l'elevata attività metabolica, e quindi l'elevata quantità di ossigeno consumata, a paragone con gli altri organi. In condizioni di riposo, il sistema nervoso centrale consuma circa il 20% dell'ossigeno utilizzato dall'intero organismo e circa il 50% del glucosio. Per tale motivo, al fine di soddisfare tali necessità metaboliche, è necessario un adeguato e costante flusso sanguigno.

Come negli altri tessuti, gli scambi di ossigeno, glucosio ed altre sostanze tra il sangue e le cellule del SNC si realizzano attraverso le pareti dei *capillari*, ma nel SNC il movimento delle molecole, attraverso la parete capillare è limitato dalla **barriera ematoencefalica**. L'esistenza di questa barriera è dovuta alla presenza di giunzioni strette tra le cellule endoteliali (astrociti) dei capillari. La barriera ematoencefalica protegge il SNC da sostanze tossiche che possono essere presenti nel sangue perché limita il movimento delle molecole attraverso l'endotelio capillare.

Il SNC ha una disposizione dei neuroni molto ordinata. I corpi cellulari, i dendriti e i terminali assonici formano agglomerati (cluster) che appaiono grigi, mentre gli assoni si raggruppano a formare strutture che appaiono bianche. Si parla, perciò, di **materia o sostanza grigia** e **materia o sostanza bianca**. La sostanza grigia costituisce circa il 40% del SNC ed è proprio nella sostanza grigia che si realizzano la trasmissione e l'integrazione neuronale. L'altro 60% del SNC è formato da sostanza bianca, costituita per lo più da assoni mielinici. Gli assoni mielinici sono specializzati nella trasmissione rapida delle informazioni, che si propagano per lunghe distanze sotto forma di potenziali d'azione. Guardando la superficie esterna dell'encefalo, è visibile soltanto la sostanza grigia perché è interamente coperta da uno strato sottile di materia grigia, chiamato **corteccia cerebrale**. La sostanza bianca è localizzata al di sotto di questo strato. Nel midollo spinale la disposizione è diversa: la sostanza bianca è posizionata all'esterno, mentre la sostanza grigia si trova all'interno. Nella sostanza bianca del SNC, gli assoni (anche noti come **fibre nervose**) sono organizzati in fasci e sono classificati in funzione delle regioni che collegano.

Il **midollo spinale** origina dalla porzione terminale del bulbo ed è circondata dalla colonna vertebrale.

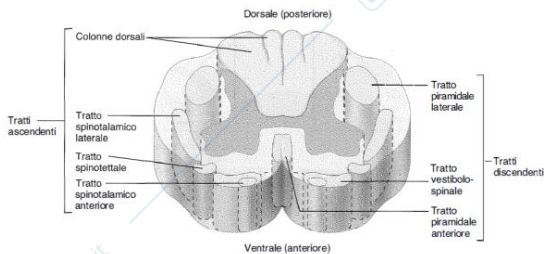
Dal midollo spinale si dipartono, ad intervalli regolari, 31 paia di **nervi spinali**. Ciascun paio di nervi fuoriesce dalla colonna vertebrale ed è definito in base alla regione del midollo spinale dal quale origina. L'ultimo terzo della colonna vertebrale non contiene midollo spinale, ma solo nervi che emergono da essa e prende il nome di *coda equina*.



La sostanza grigia del midollo spinale è localizzata in un'area interna a forma di farfalla, mentre la sostanza bianca è localizzata attorno alla grigia. La sostanza grigia contiene interneuroni, corpi cellulari e dendriti di neuroni efferenti e i terminali degli assoni afferenti. I neuroni efferenti viaggiano nei nervi spinali diretti verso gli organi effettori; i neuroni afferenti viaggiano nei nervi spinali verso il

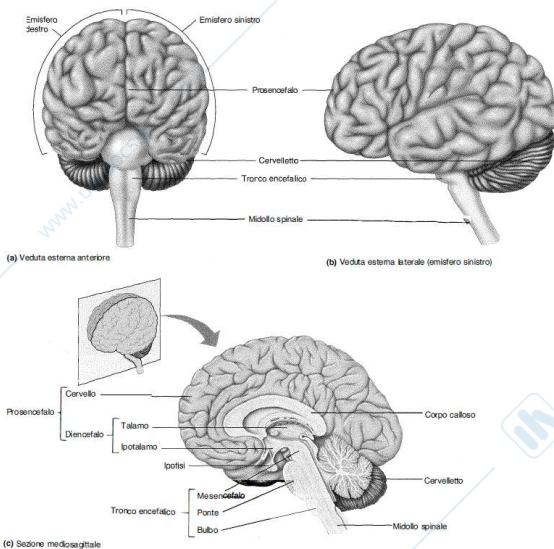
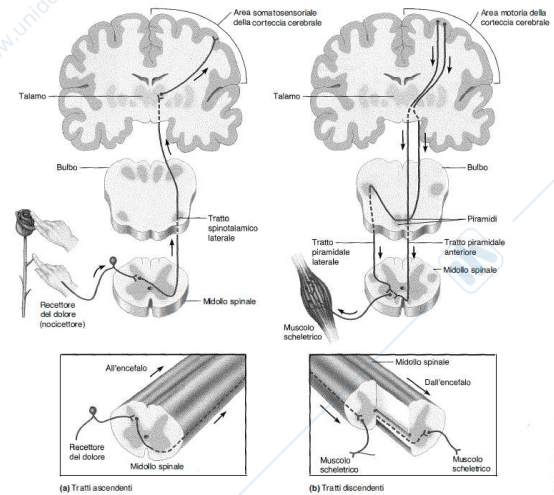
midollo spinale, partendo dai recettori sensoriali localizzati alla periferia del corpo. La sostanza grigia comprende un **corno dorsale** ed un **corno ventrale** in ogni lato. Il **corno dorsale** comprende la metà dorsale (posteriore) della sostanza grigia di ogni lato; il **corno ventrale** comprende la metà ventrale (anteriore). Le

fibre afferenti originano dalla periferia come recettori sensoriali e terminano nel corno dorsale, dove formano sinapsi con interneuroni o direttamente con neuroni efferenti. I corpi cellulari dei neuroni efferenti, invece, sono localizzati dentro il midollo spinale. I neuroni efferenti originano nel corno ventrale e si dirigono verso la periferia, dove formano sinapsi con le fibre muscolari scheletriche. Vi è un'altra area di sostanza grigia nota come *corno laterale*, localizzata tra le corna dorsale e ventrale di ciascun lato. Le corna laterali rappresentano le aree di origine dei neuroni efferenti del sistema nervoso autonomo. Assoni afferenti e d efferenti viaggiano insieme nei nervi spinali, separandosi in differenti fasci all'ingresso o all'uscita dal midollo spinale.



stimoli che agiscono su recettori sensoriali (per esempio quando si tocca un petalo di rosa o una spina con un dito), i potenziali d'azione generati dal recettore viaggiano lungo una fibra nervosa dal recettore al terminale assonico, posto in genere nel corno dorsale del midollo spinale.

La sostanza bianca del midollo spinale è formata da fasci (tratti) che forniscono una comunicazione tra diversi livelli del midollo spinale o tra il midollo spinale e l'encefalo. I **tratti** o **fasci ascendenti** trasmettono informazioni dal midollo spinale all'encefalo, mentre i **tratti discendenti** trasmettono informazioni dall'encefalo al midollo spinale. I tratti ascendenti e discendenti collegano i nervi periferici all'encefalo. Quando neuroni afferenti sono attivati da



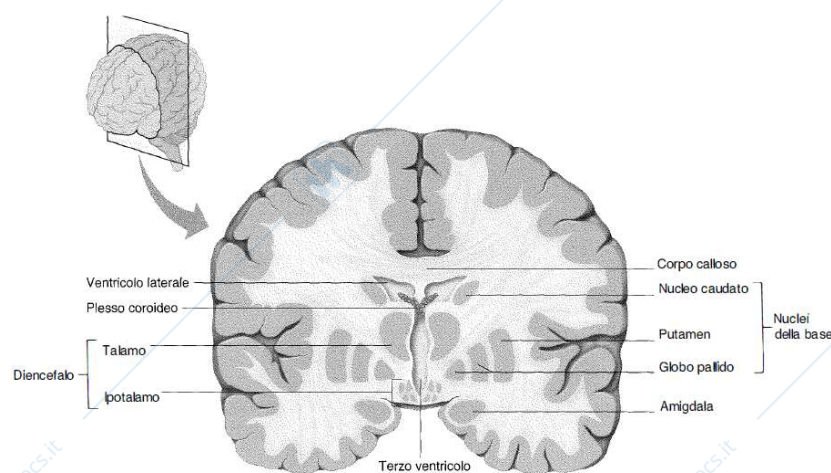
L'**encefalo** consta di tre parti principali: il *prosencefalo*, il *cervelletto* ed il *tronco encefalico*. Il **prosencefalo** la parte più ampia, è diviso nei due *emisferi* di destra e sinistra; esso consta del cervello e del diencefalo. Il **cervello** è un'ampia struttura a forma di C contenente sostanza grigia e sostanza bianca. Le aree di sostanza grigia comprendono la *corteccia cerebrale* e i nuclei sottocorticali profondi. Il **diencefalo** comprende il *talamo* e l'*ipotalamo*. Il **cervelletto** svolge funzioni fondamentali nel controllo dell'attività motoria e nel mantenimento dell'equilibrio, fornendo feedback (retroazioni) importanti nella coordinazione motoria e nei movimenti degli occhi. Il **tronco encefalico** rappresenta la porzione più caudale dell'encefalo; esso connette il prosencefalo ed il cervelletto con il midollo spinale. Il tronco encefalico consta di **tre regioni principali**:

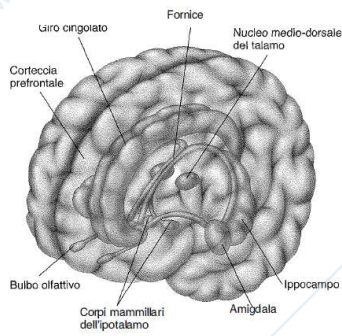
1. il **mesencefalo**, la porzione più rostrale che collega il tronco encefalico al prosencefalo
2. il **ponte**, la porzione mediana che si connette al cervelletto
3. il midollo allungato o **bulbo**, la porzione più caudale che si connette al midollo spinale

La **corteccia cerebrale** rappresenta la porzione più esterna del cervello; essa consta di uno strato sottile ed altamente convoluto di sostanza grigia. Le circonvoluzioni originano da **solchi** (invaginazioni) e **giri** (creste) che permettono all'ampio volume di sostanza grigia di essere contenuto all'interno della scatola cranica. La corteccia cerebrale svolge le funzioni cerebrali più elevate ed evolute, in quanto ci permette di avere percezioni relative all'ambiente che ci circonda, formulare pensieri, vivere esperienze emozionali, ricordare eventi passati e, infine, rappresenta l'area da cui partono tutti i comandi per l'esecuzione dei movimenti, inoltre riceve molti segnali sensoriali di differente origine, li elabora e li utilizza per formulare pensieri ed azioni. Ciascun emisfero cerebrale è diviso in quattro regioni, note come *lobi*: **lobo frontale**, **lobo parietale** e **lobo occipitale**. All'interno di ciascun lobo, la corteccia cerebrale è suddivisa in aree specializzate per differenti funzioni. Il lobo occipitale elabora i processi visivi. Nel lobo parietale vi è un'altra area specializzata, definita **corteccia somatosensoriale primaria**, implicata nei processi relativi all'elaborazione delle informazioni sensoriali *somatiche*, associate con sensazioni di tatto, prurito, temperatura, dolore; alla corteccia somatosensoriale primaria arrivano anche informazioni sulla tensione muscolare e sulla posizione degli arti e delle articolazioni (**propriocezione**). Il lobo frontale contiene la **corteccia motoria primaria** che, coinvolta nella generazione dei comandi che producono i movimenti volontari. Alcune aree della corteccia, chiamate **aree associative**, sono implicate in funzioni più complesse che richiedono l'integrazione di differenti tipi di informazioni.

Il **diencefalo**, che si trova localizzato al di sotto del cervello comprende due strutture mediane:

8. Il **talamo**: tutte le informazioni sensoriali seguono un percorso che include un passaggio attraverso il talamo e quindi verso la corteccia. La maggior parte dei segnali sensoriali è filtrata e modificata nel talamo prima di essere trasmessa alla corteccia. Il talamo svolge anche un ruolo nel controllo dei movimenti.
9. L'**ipotalamo**: ha diversi ruoli nella regolazione dell'omeostasi. Esso rappresenta il principale centro di collegamento tra i due sistemi di comunicazione del corpo, quello endocrino e quello nervoso. In risposta a segnali nervosi o ormonali, l'ipotalamo rilascia ormoni che regolano il rilascio di altri ormoni dall'ipofisi (ipofisi anteriore). In aggiunta, l'ipotalamo controlla il rilascio di ormoni dall'ipofisi posteriore, incluso l'ormone antidiuretico, che regola il volume e l'osmolarità del plasma, e l'ossitocina, che regola le contrazioni uterine e l'eiezione del latte. Inoltre, in esso, sono presenti centri nervosi che controllano la sazietà e la fame, regolando il comportamento alimentare, ed il centro della sete. Essendo l'ipotalamo parte del sistema limbico esso influenza le emozioni ed i comportamenti che da esse dipendono. Molte di queste risposte prodotte dall'ipotalamo si esercitano attraverso il sistema nervoso autonomo. L'ipotalamo invia segnali diretti e indiretti al sistema nervoso autonomo. Infine, l'ipotalamo, regola la temperatura corporea coinvolgendo il sistema nervoso autonomo.





Il **sistema limbico** coinvolto in funzioni che regolano le pulsioni comportamentali di base. Per esempio, una delle regioni più antiche dell'encefalo in termini evolutivisti è l'*amigdala*, coinvolta nelle funzioni relative all'aggressività e alla paura. L'*ippocampo*, una delle componenti principali del sistema limbico, è coinvolto nell'apprendimento e nella memoria.

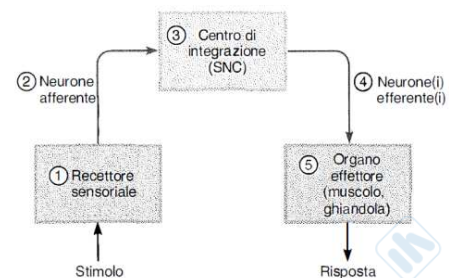
Abbiamo precedentemente osservato che le reti neurali sono costituite da una serie di neuroni, tra loro connessi mediante sinapsi, che formano una linea di comunicazione necessaria per adempiere specifici compiti. Le vie nervose più complesse, che integrano diverse informazioni all'interno del sistema nervoso centrale. Cominciamo a descrivere le vie responsabili dei riflessi, chiamate *archi riflessi*. Il **riflesso** rappresenta una risposta automatica ad uno stimolo sensoriale. I riflessi possono essere suddivisi in quattro gruppi, ciascuno dei quali contiene due classi:

1. I riflessi possono essere *spinali* o *cranici*. Nei riflessi spinali il livello di integrazione si realizza nel midollo spinale; in quelli cranici è richiesto un coinvolgimento dell'encefalo
2. I riflessi possono essere *somatici* o *autonomi*, in relazione alla via nervosa efferente. I riflessi somatici coinvolgono segnali inviati attraverso i neuroni somatici ai muscoli scheletrici; i riflessi del sistema nervoso neurovegetativo (autonomi), chiamati anche *riflessi viscerali*, si realizzano attraverso segnali inviati attraverso i neuroni vegetativi alle cellule muscolari lisce, a quelle cardiache o alle ghiandole
3. I riflessi possono essere *innati* o *condizionati* (appresi). Tutte le persone con funzioni neurologiche normali hanno gli stessi riflessi innati, presenti cioè già alla nascita. I riflessi condizionati, invece, cambiano da persona a persona, a seconda delle diverse esperienze.
4. I riflessi possono essere *monosinaptici* o *polisinaptici*. In quelli monosinaptici la via nervosa consta di due neuroni ed una sinapsi; i riflessi polisinaptici comprendono più di due neuroni e più di una sinapsi. La formulazione delle azioni si esercitano attraverso la corteccia cerebrale.

La via riflessa più semplice si chiama **arco riflesso** e consta di cinque componenti:

1. un recettore sensoriale
2. un neurone afferente
3. un centro integratore
4. un neurone efferente
5. un organo effettore

Per generare un'azione riflessa, il recettore deve essere stimolato opportunamente, quindi l'informazione viene trasmessa al SNC dal neurone afferente; il SNC funziona come centro integratore, che invia segnali al neurone efferente che, a sua volta, li trasmette all'organo effettore, generando una risposta specifica.

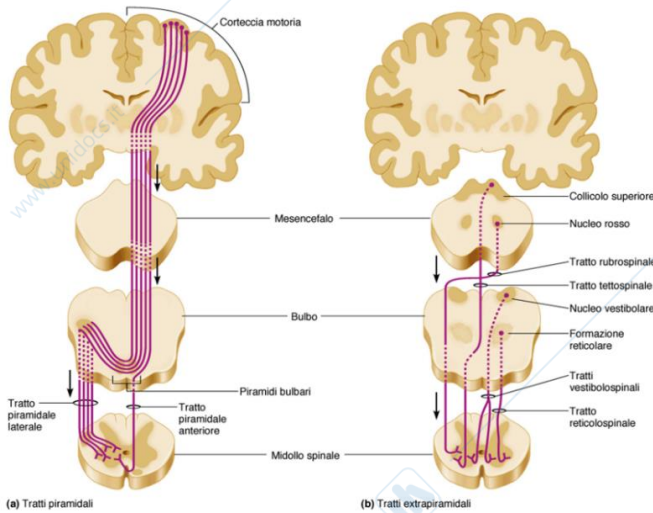


Cerchiamo ora di descrivere che cosa succede quando controlliamo l'attività dei nostri muscoli, cioè quando le nostre intenzioni ed i nostri pensieri vengono convertiti in azioni. La corretta esecuzione di un movimento volontario richiede l'integrazione di quattro componenti:

1. ideazione del movimento,

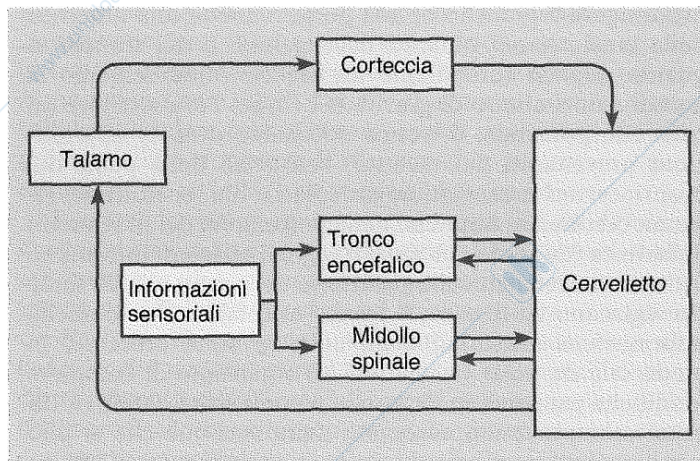
2. realizzazione del programma motorio per l'esecuzione del movimento,
3. esecuzione del movimento coinvolgendo i muscoli giusti al momento giusto,
4. presenza di meccanismi di controllo a feedback costanti per assicurarsi che il movimento sia svolto in maniera corretta ed efficace

La formulazione delle intenzioni si esercitano attraverso la corteccia cerebrale. Il programma dei comandi motori deve essere eseguito mediante invio di segnali discendenti ai muscoli che devono contrarsi. L'esecuzione di un programma motorio richiede l'attivazione dei neuroni efferenti che innervano i muscoli scheletrici. Questi neuroni sono chiamati **motoneuroni** e sono gli unici neuroni che controllano la contrazione dei muscoli scheletrici; essi sono sempre ed esclusivamente eccitatori, in quanto la scarica di questi motoneuroni determina sempre contrazione muscolare. Ci sono due vie discendenti importanti nel controllo dei movimenti volontari: i *tratti piramidali* ed i *tratti extrapiramidali*. I **tratti piramidali** rappresentano vie



dirette dalla corteccia motoria primaria al midollo spinale. Gli assoni dei neuroni che danno origine a questi tratti terminano nel corno ventrale del midollo spinale e sono chiamati **motoneuroni superiori**; mentre alcuni di questi motoneuroni stabiliscono sinapsi dirette. La maggior parte dei neuroni piramidali incrocia nel SNC a livello del bulbo formando le *piramidi bulbari*. I **tratti extrapiramidali** includono tutte le vie motorie al di fuori del sistema piramidale. A differenza dei tratti piramidali, queste vie formano connessioni indirette tra l'encefalo e il midollo spinale; ciò sta a significare che i neuroni dei tratti extrapiramidali non formano sinapsi dirette con i motoneuroni. Il sistema extrapiramidale è coinvolto nel controllo di molti gruppi muscolari implicati nel mantenimento della postura e dell'equilibrio.

Per quanto riguarda il **cervelletto**, possiamo dire che agisce come un "sistema di guida" per i movimenti. Dopo che la corteccia cerebrale formula un piano di azione ed i comandi motori vengono inviati ai muscoli, il cervelletto può comparare i movimenti reali con quelli programmati, operando correzioni nella forza e nella direzione del movimento se vi sono discrepanze tra il programma motorio e la sua effettiva esecuzione. Inoltre, può anche intervenire nella memorizzazione di attività motorie, in modo tale che i movimenti



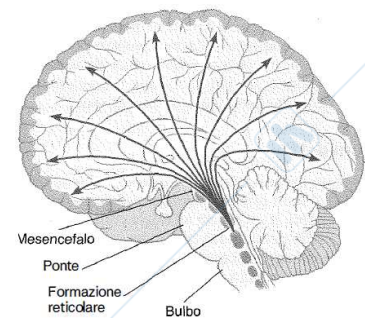
precedentemente eseguiti possono essere migliorati e svolti in maniera più armonica quando saranno ripetuti. Il cervelletto riceve afferenze dalle aree corticali somatosensorie della corteccia, dai nuclei della base, dal tronco encefalico, dal midollo spinale, e informazioni sensoriali da tutte le aree del corpo. Esso, a sua volta, invia segnali alla corteccia attraverso il talamo, in modo tale che essa possa modificare le sue efferenze al fine di compiere adeguatamente il compito motorio programmato.

I **nuclei della base** abbiamo funzioni simili al cervelletto, in quanto anch'essi forniscono un feedback alla corteccia per lo sviluppo di strategie motorie e per lo svolgimento coordinato di compiti motori. I nuclei della

base ricevono segnali dalla corteccia e li inviano nuovamente alla corteccia attraverso stazioni sinaptiche intermedie nel talamo.

Il **sonno è un processo attivo** in perché richiede dispendio di energia. Il sonno può essere definito come un periodo di diminuita attività motoria e percettiva che si manifesta un ritmo circadiano. Molto di quanto è a nostra conoscenza sul sonno e sui suoi effetti sulle funzioni encefaliche deriva da studi di *troencefalogramma*. La registrazione di tale attività, che si manifesta con *onde cerebrali* è nota come **elettroencefalogramma (EEG)**. Usando questa tecnica, i ricercatori hanno individuato due tipi di sonno: il sonno a **onde lente (SWS)**, caratterizzato da registrazioni di onde elettroencefalografiche a bassa frequenza, ed il **sonno REM**, caratterizzato invece da onde ad alta frequenza e da episodi di rapidi movimenti oculari. Durante il sonno in cui sono presenti le onde lente (sonno non REM), il tono muscolare è diminuito, ma occasionalmente si possono registrare attività motorie involontarie, generalmente presenti ogni dieci-venti minuti. Durante il sonno ad onde lente, una persona può pensare e sognare, ma i pensieri sono più logici e con minor contenuto emozionale rispetto a quelli che si realizzano durante il sonno REM. Nel sonno REM, i muscoli posturali perdono tono, mentre i muscoli che controllano la faccia, gli occhi e la porzione distale delle gambe frequentemente diventano attivi in modo fasico, i muscoli della mandibola si rilasciano, causando l'apertura della bocca, bocca, Inoltre vi è un aumento dell'attività encefalica. I sogni durante il sonno REM sono più elaborati ed intensi e sono generalmente molto articolati.

Il corpo umano alterna periodi di veglia a periodi di sonno, completando un ciclo sonno-veglia in un lasso di tempo di 24 ore circa. Certe aree dell'encefalo sembrano essere implicate nella regolazione del sonno e della veglia. Una di queste aree è la formazione reticolare del tronco encefalico, una rete diffusa di nuclei che forma il *sistema reticolare attivante ascendente*. Questa regione è critica nel mantenere lo stato di veglia. Altre aree dell'encefalo sono coinvolte nell'indurre il sonno. Il sonno ad onde lente è indotto dal prosencefalo. Il sonno REM è indotto dall'attività che origina nel ponte ed è associato al rilascio di acetilcolina.



Le emozioni coinvolgono molte aree diverse dell'encefalo, inclusi la corteccia cerebrale, il sistema limbico e l'ipotalamo. Le emozioni sono generalmente attivate da impulsi sensoriali o da ricordi. Differenti reti neuronali sono implicate nelle differenti emozioni. Per esempio, l'amigdala sembra giocare un ruolo importante nella paura e nell'ansia. L'emisfero destro e quello sinistro sembrano avere ruoli diversi nelle emozioni. L'emisfero sinistro è associato più strettamente alle emozioni positive, mentre quello destro è maggiormente coinvolto nelle emozioni negative.

Mentre l'**apprendimento** è l'acquisizione di nuove informazioni ed esperienze, la **memoria** rappresenta il consolidamento di tali informazioni, esperienze o pensieri. Solo una parte delle nostre esperienze è immagazzinata in memoria, in modo tale da essere ricordata in futuro.

Gli psicologi considerano **due tipi principali di apprendimento**: quello *associativo* e quello *non associativo*. L'**apprendimento associativo** è un tipo di apprendimento che richiede la capacità di collegare due o più stimoli. Per esempio, provate ad insegnare alla vostra sorellina a non toccare qualcosa che scotta, lei potrebbe non ascoltarvi; tuttavia, quando lei toccherà una stufa rovente, il dolore che proverà le insegnerà a non ripetere lo stesso errore. In questo caso *apprenderà ad associare due informazioni tra loro*: non toccare una cosa rovente perché fa male ed ascoltare i consigli di una persona adulta. L'**apprendimento non associativo** si realizza in risposta a stimoli ripetuti ed include i processi di abitudine e sensibilizzazione. L'**abitudine** rappresenta una sorta di decremento della risposta a stimoli ripetuti. Per esempio, se un operaio sta martellando appena fuori dalla vostra stanza mentre state studiando, in un primo momento sarete distratti dal rumore ed incapaci di studiare; tuttavia, se il rumore persiste, potreste abituarvi ad esso, non tenerne conto e quindi studiare anche se le circostanze non sono ideali. In questo **caso il vostro cervello si abitua a**

questo stimolo ripetuto. Al contrario, **la sensibilizzazione** rappresenta un incremento della risposta a stimoli ripetuti. Se, per esempio, vostra madre vi ha sempre forzato a mangiare qualcosa che non vi piaceva quando eravate bambini, il primo boccone può sembrarvi cattivo, ma i successivi vi sembreranno di sapore ancora peggiore. In questo caso la sensazione gustativa risulta *sensibilizzata* per quel determinato sapore.

Ci sono anche due tipi di memoria: *memoria procedurale* e *memoria dichiarativa*. La **memoria procedurale**, o *memoria implicita*, è la memoria delle capacità motorie e dei comportamenti appresi. La **memoria dichiarativa**, o *memoria esplicita*, rappresenta una forma di memoria delle esperienze apprese, come fatti, eventi ed altre cose che possono essere affermate verbalmente. La memoria si realizza a due livelli: *memoria a breve termine* e *memoria a lungo termine*. Nel modello corrente su come l'informazione viene acquisita ed immagazzinata all'interno della memoria, le informazioni in arrivo prima entrano nel SNC e poi vengono conservate sotto forma di **memoria a breve termine** (o memoria di lavoro) , un immagazzinamento temporaneo di un concetto per pochi secondi o poche ore. Lo spazio per la memoria a breve termine è limitato e le informazioni immagazzinate in questo modo vengono perse se non vengono ulteriormente consolidate sotto forma di **memoria a lungo termine**, che può durare per anni o per l'intera vita.

Dopo aver visto l'aspetto generale del sistema nervoso centrale, andiamo a parlare del **sistema nervoso autonomo e somatico**.

Il **sistema nervoso autonomo** innerva la maggior parte degli organi e dei tessuti effettori, inclusi il muscolo cardiaco, le cellule muscolari lisce dei vasi ematici e vari organi viscerali, le ghiandole ed il tessuto adiposo. È definito in tal modo in quanto la sua attività si svolge in modo inconscio, per tale motivo il sistema autonomo è talvolta definito *sistema nervoso involontario*.

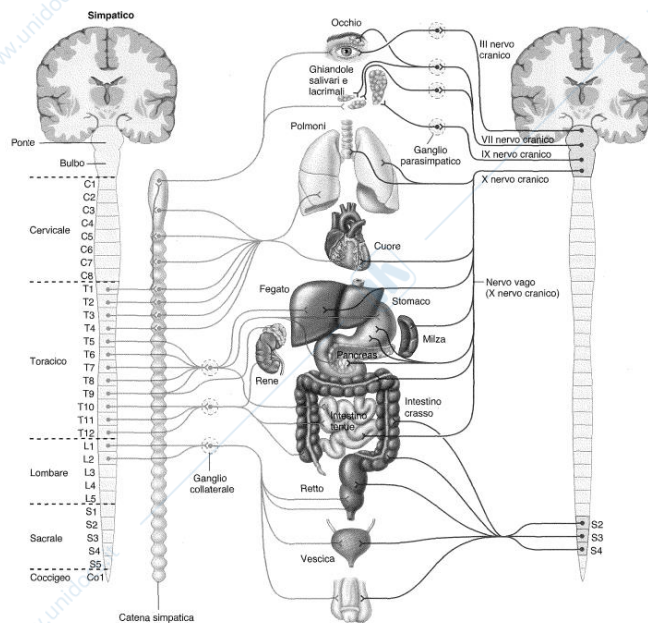
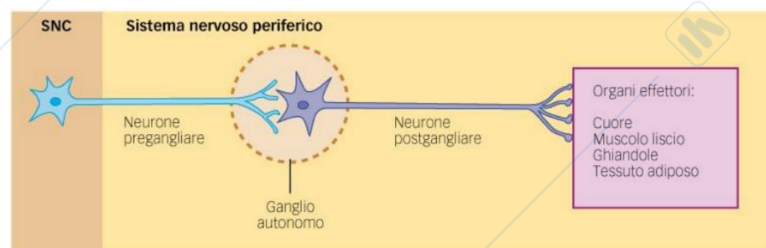


FIGURA 11.1

entrambi i sistemi fornisce un meccanismo di supporto che permette un ampio controllo degli organi effettori.

Il sistema nervoso autonomo consta di vie efferenti formate da due neuroni organizzati in serie tra il SNC e gli organi effettori. I neuroni comunicano tra loro mediante sinapsi localizzate in strutture periferiche chiamate **gangli del sistema nervoso autonomo**. I neuroni che collegano il SNC ai gangli sono definiti **neuroni pregangliari**; quelli che collegano i gangli agli organi effettori sono detti **neuroni postgangliari**. All'interno di ciascun ganglio vi sono i terminali assonici dei neuroni pregangliari e i corpi cellulari ed i dendriti dei neuroni postgangliari.



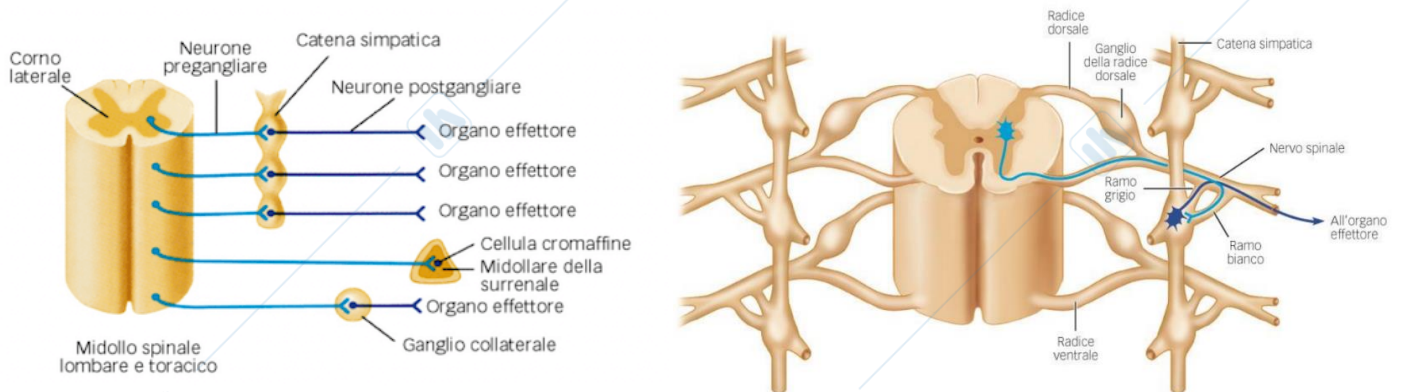
I neuroni pregangliari nel sistema nervoso simpatico emergono dalle porzioni toraciche e lombari del midollo spinale, questi originano in una regione di sostanza grigia del midollo spinale chiamata **corno laterale**. I neuroni pregangliari e postgangliari simpatici sono tra loro anatomicamente connessi in tre modi:

1. Nella più comune di queste organizzazioni, i neuroni pregangliari hanno brevi assoni che originano nel corno laterale del midollo spinale ed escono da questo attraverso la radice ventrale per poi formare il nervo spinale, l'assone del neurone pregangliare lascia il nervo spinale attraverso una diramazione chiamata *ramo bianco*, che penetra in uno o più gangli simpatici localizzati appena fuori dal midollo spinale. Qui, il neurone pregangliare forma sinapsi con molti neuroni postgangliari, che hanno lunghi assoni che raggiungono gli organi effettori. La maggior parte degli assoni postgangliari ritorna al nervo spinale attraverso una diramazione chiamata *ramo grigio* e raggiunge l'organo effettore attraverso un nervo spinale. I vari gangli simpatici sono tra loro collegati in modo tale da formare una struttura che decorre parallelamente alla colonna vertebrale, ai due lati di essa, chiamata **catena simpatica**.
2. Una seconda possibile organizzazione delle fibre simpatiche, si verifica quando un gruppo di lunghi neuroni pregangliari innerva direttamente tessuti endocrini -*come la midollare della ghiandola surrenale*- invece di formare sinapsi con neuroni postgangliari

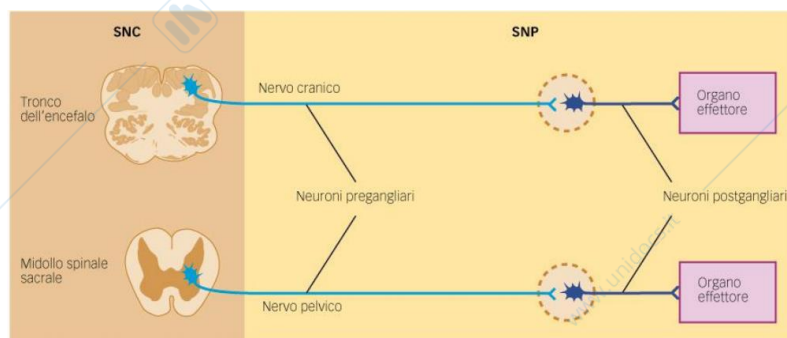
L'innervazione dei vari organi da parte delle due divisioni del sistema nervoso autonomo è illustrata nella figura accanto, notate che entrambe le divisioni del sistema nervoso autonomo innervano la maggior parte degli organi, un'organizzazione chiamata **duplice innervazione**. Nonostante ciò, gli effetti della stimolazione dell'innervazione simpatica e parasimpatica sono tra loro antagonisti.

La funzione principale del sistema nervoso autonomo è quella di regolare la funzione degli organi effettori al fine di mantenere l'omeostasi. A riposo, sia il sistema nervoso simpatico che quello parasimpatico sono attivi, ma quest'ultimo prevale. Quando l'organismo è eccitato o stressato, l'attività del simpatico prevale sull'attività del parasimpatico. L'esistenza di

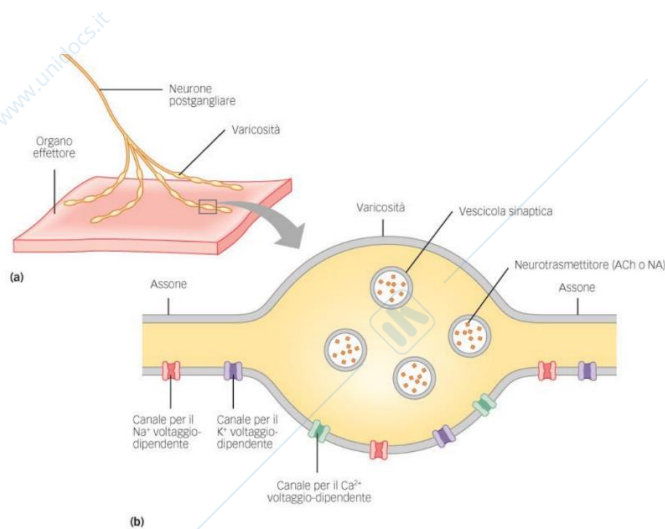
3. Una terza disposizione anatomica delle fibre simpatiche comprende neuroni pregangliari che formano sinapsi con neuroni postgangliari in strutture chiamate **gangli collaterali**, situati tra il SNC e gli organi. Un esempio di ganglio collaterale è il ganglio celiaco.



I **neuroni pregangliari del sistema nervoso parasimpatico** originano nel tronco encefalico o nel midollo spinale sacrale. In genere, i neuroni pregangliari parasimpatici sono relativamente lunghi e terminano in gangli localizzati vicino agli organi effettori. A livello gangliare, essi formano sinapsi con corti neuroni postgangliari diretti agli organi effettori. Un importante nervo cranico è il **nervo vago** (X paio di nervi cranici), che origina nel bulbo ed innerva molti visceri, inclusi i polmoni, il cuore, lo stomaco, l'intestino tenue ed il fegato. A differenza dei neuroni pregangliari simpatici, le fibre di quelli parasimpatici che originano nel midollo spinale non decorrono nei nervi spinali. Al contrario, viaggiano insieme ad altri neuroni pregangliari parasimpatici per formare i nervi pelvici.



I due **neurotrasmettitori** del sistema nervoso periferico sono l'**acetilcolina** e la **noradrenalina**. I neuroni che rilasciano acetilcolina, il più comune dei due, sono noti come **colinergici**. L'acetilcolina è rilasciata dai neuroni pregangliari simpatici e parasimpatici e dai neuroni postgangliari parasimpatici. La noradrenalina è il neurotrasmettitore usato da quasi tutti i neuroni simpatici postgangliari, che pertanto vengono considerati neuroni **adrenergici**.



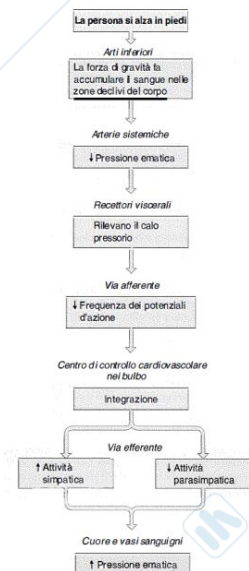
La sinapsi tra un neurone efferente ed il suo organo bersaglio (effettore) è definita giunzione *neuroeffettrice*. Le sinapsi tra i neuroni autonomi postgangliari e i loro organi effettori differiscono dalle classiche sinapsi tra due neuroni, in quanto i neuroni postgangliari non inviano i loro terminali assonici su un numero ben definito di cellule; i neurotrasmettitori, infatti, vengono rilasciati da numerosi rigonfiamenti localizzati ad intervalli quasi costanti lungo gli assoni, noti anche come **varicosità**.

Il meccanismo del rilascio del neurotrasmettore da queste varicosità è simile a quanto avviene in un

classico terminale assonico. L'arrivo di un potenziale d'azione nella varicosità apre i canali voltage-dipendenti per il calcio che, entrando nel citoplasma, stimola il rilascio del neurotrasmettore mediante esocitosi.

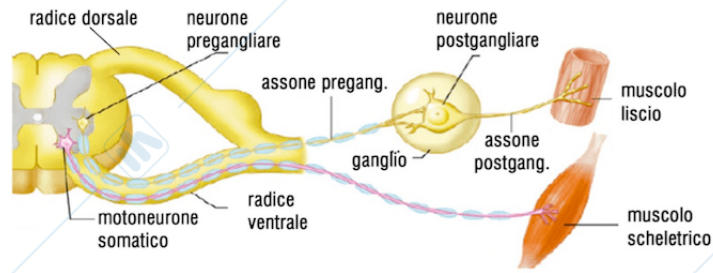
Un bilanciamento dei livelli di attività tra le due divisioni del sistema nervoso autonomo è di fondamentale importanza per il mantenimento dell'omeostasi. In condizioni di riposo, prevale il controllo del sistema nervoso parasimpatico, tuttavia quando l'organismo è in attività, la richiesta di energia aumenta e quindi aumenta l'attività del simpatico e diminuisce quella del parasimpatico.

In che modo l'encefalo può regolare l'equilibrio tra le attività parasimpatica e simpatica al variare delle richieste energetiche dell'organismo? La maggior parte delle modificazioni dell'attività del sistema nervoso autonomo si realizza attraverso l'attivazione di **riflessi viscerali**, cambiamenti automatici nelle funzioni degli organi che avvengono in risposta a mutate condizioni dell'organismo. Ad esempio, quando una persona bruscamente si alza in piedi. Il repentino calo di pressione, provocato dall'accumulo di sangue negli arti inferiori a causa della forza di gravità, è recepito da recettori localizzati a livello di alcune delle maggiori arterie che, tramite vie afferenti, mandano informazioni alle aree di regolazione cardiovascolare del bulbo. In risposta, queste aree adeguano le informazioni che inviano al sistema nervoso simpatico e parasimpatico. Come conseguenza, l'efferenza simpatica al cuore ed ai vasi ematici è aumentata, riportando la pressione arteriosa verso valori normali. Nello stesso tempo, l'efferenza parasimpatica al cuore diminuisce. L'attivazione di questo arco riflesso è finalizzata a prevenire una riduzione dell'apporto di sangue all'encefalo e quindi una perdita dello stato di coscienza. Le aree encefaliche maggiormente coinvolte nella funzione di regolazione del sistema nervoso autonomo comprendono l'ipotalamo, il ponte ed il bulbo.



Il **sistema nervoso somatico** controlla un solo tipo di organo effettore, il muscolo scheletrico. Esso ha un solo tipo di neuroni efferenti, i motoneuroni, cioè i neuroni che innervano il muscolo scheletrico. La grande maggioranza dei muscoli scheletrici è soggetta ad un controllo volontario. Pertanto, il sistema nervoso

somatico è definito anche *sistema nervoso volontario*. Nel sistema nervoso somatico, un singolo motoneurone collega il sistema nervoso centrale a una fibra muscolare scheletrica.



L'insieme costituito da un motoneurone e dalle cellule muscolari da esso innervate forma **un'unità motoria**. Quando un motoneurone è attivato, stimola la contrazione di tutte le **fibre muscolari** presenti nella sua unità. Ciascuna diramazione dell'assone di un motoneurone forma sinapsi con una fibra muscolare scheletrica a livello di una singola regione altamente specializzata della membrana della cellula muscolare, formando una **giunzione neuromuscolare**. I terminali dell'assone del motoneurone, chiamati **bottoni sinaptici** o **bottoni terminali**, immagazzinano e rilasciano acetilcolina, che è l'unico neurotrasmettitore del sistema nervoso somatico. Dal lato opposto del bottone sinaptico, sulla membrana della fibra muscolare, vi è una regione specializzata, la **placca motrice**, che presenta molte invaginazioni contenenti un elevato numero di recettori per l'acetilcolina.